Zur Oogenese einiger Diopatra-Arten

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Asta Alice Lieber
aus Tilsit

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1931

Von der Fakultät angenommen den 5. Juni 1930
Dekan: Prof. Dr. J. W. Harms
Referent: Prof. Dr. J. W. Harms

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Diese Arbeit erschien in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“,
Band 138, Heft 4, 1931.

Zur Oogenese einiger Diopatraarten.

Inhalt.

Seite

A. Einleitung 580
B. Material und Methode 581
C. Biologisches 582
D. Ovar 584
I. Topographie 584
II. Herkunft der Keimzellen 589
III. Cytologie des Ovars 595
E. Eischnüre 599
I. Bildung der Eischnüre und Determination der Eizellen 599
II. Bedeutung und Schicksal der Eischnüre 605
F. Morphogenese der Eizelle 614
I. Dotterbildung 614
II. Plastosomen 618
III. Nucleolen 620
IV. Die Zona radiata 621
V. Die Micropyle 624
VI. Morphologie des ausgebildeten Eies 627
VII. Ausleitung der Eier 630
VIII. Abnorme Furchung 632
IX. Regeneration der Gonaden 633
G. Zusammenfassung 644
Literaturverzeichnis 646

A. Einleitung.

Der exakte Nachweis über die Bedeutung der bekannten Zellstränge am Ei von *Diopatra* ist bis heute noch nicht erbracht worden. Es bestehen nur Vermutungen darüber (Korschelt und Heider 1902, Berg-

MANN 1903, JÖRGENSEN 1913) derart, daß es sich dabei um Nähreinrichtungen der wachsenden Eizelle handelt. Der einzige Autor, welcher sich mit dieser Frage am Objekt selbst beschäftigt hat, ist ANDREWS (1891). Dieser kam zu der Ansicht, daß die Zellstränge kaum — wenn überhaupt — eine Bedeutung für die Ernährung der Eizelle hätten, »I regard the cell-strings as chiefly, if not entirely, mechanical supports subsequently retained for a while as, possibly, furnishing some advantages by keeping the ova separate and well surrounded by the nutrient liquid while floating about«.

Es scheint demnach noch heute die Ansicht zu herrschen (KORSCHELT und HEIDER 1902): »Ehe man nicht mit Sicherheit das endgültige Schicksal der dem Ei anhängenden Zellstränge bei *Diopatra* kennt, ist es kaum möglich, zu entscheiden, ob es sich hier ebenfalls um eine Einrichtung zur besseren Ernährung des Eies handelt, oder welche Bedeutung ihnen sonst zukommt.«

Die vorliegenden Untersuchungen sollten in diesem Punkte völlige Klarheit schaffen, die Bedeutung der Zellstränge und ihr definitives Schicksal erweisen. Das reichhaltige Material, das mir Herr Prof. Dr. HARMS von seiner Java- und Sumatraexpedition 1926/27 und 1928/29 in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt hat, wofür ich ihm herzlich danke, ermöglichte es mir, darüber hinaus die Oogenese, von der Bildung der Gonaden an, bis zu dem Moment der Eiablage zu studieren, wobei die Chromatinverhältnisse aber unberücksichtigt bleiben mußten. An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. HESSE-Berlin meinen herzlichen Dank für die liebenswürdige Aufnahme in seinem Institut von Mai bis Dezember 1929 aussprechen. Ebenso danke ich Herrn Dr. HEBERER-Tübingen für sein freundliches Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

B. Material und Methode.

Bei den von mir untersuchten Tieren handelt es sich um vier Arten von *Diopatra*. Im wesentlichen wurde eine *Diopatra amboinensis* AUD. et M. EDW. sehr nahestehende Art behandelt, das gleiche Material, das PFLUGFELDER (1929) in bezug auf Regeneration des Vorderendes untersuchte. Ich kann daher auf seine Angaben hinweisen, denen zufolge diese Art noch nicht eingehend systematisch bearbeitet worden ist. Bis dahin schließe ich mich PFLUGFELDER an, der diese Art zunächst als Variation von *Diopatra amboinensis* beschreibt. Vergleichsweise zog ich *Diopatra neapolitana* heran und eine noch unbeschriebene Art von der Küste Sumatras, die ich vorläufig als nova species bezeichne. Meine Beobachtungen über die Regeneration der Keimdrüsen endlich machte ich an einer *Diopatra cuprea* nahestehenden Form, die gleichfalls aus Sumatra stammt.

Die Tiere waren teils in Susa, teils in starkem Flemmingschem Gemisch fixiert. Die Schnitte wurden meist mit Heidenhains Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin gefärbt, ergänzungsweise mit Safranin, Pappenheims panoptischer Färbung, Hämalaun-Eosin, Gallocyanin. Bei Totalfärbungen der Eier bewährte sich Borax-Carmin-Pikrinsäure. Flemming-Material wurde außer mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin (nach Heidenhain) mit Anilin-Safranin gefärbt. Die Objekte wurden in Serienschnitte von 7,5 und 5 μ zerlegt.

C. Biologisches.

Diopatra amboinensis gehört ebenso wie *Diopatra neapolitana* und *Diopatra cuprea* zu den getrennt geschlechtlichen Formen unter den Euniciden. Bei *Diopatra nova species* kommen neben ♂♂ und ♀♀ auch Zwitter vor, wobei die männlichen und weiblichen Gonaden in denselben Segmenten liegen. Es erweist sich also auch hier, wie bei manchen anderen Polychäten, daß die Geschlechtsverhältnisse unter sehr nahestehenden Arten differieren.

In der Regel sind die Polychäten getrennten Geschlechts, wobei sich ♂♂ und ♀♀ äußerlich meist nicht unterscheiden lassen. So verhalten sich auch die drei erstgenannten *Diopatra*-Arten, wo die Geschlechter weder durch Größe noch in ihrer Morphologie differieren. Doch liefert zur Zeit der Geschlechtsreife bei manchen Polychätenformen die Farbe der Geschlechtsprodukte, die in der Regel im männlichen Geschlecht von derjenigen der weiblichen abweicht, ein unterscheidendes Merkmal, weil die Körperdecke so dünn wird, daß die Geschlechtsprodukte hindurchschimmern. Derartige Angaben bestehen für *Sternapsis* (Vejdowsky 1880), für *Amphitrite ornata* und für *Clymenellia torquata*, wo: »The males and females can be distinguished, since the eggs show plainly through the body-wall« (Mead 1897), wie auch für andere Polychäten.

In fixiertem Zustande bietet *Diopatra amboinensis* und *Diopatra neapolitana* natürlich kein derartiges unterscheidendes Merkmal. Die Eier von beiden *Diopatra*-Arten waren nach der Fixierung von gelblichweißer Farbe und opakem Aussehen. Nach Berichten von Herrn Prof. Harms und Dr. Pflugfelder haben die Eier in frischem Zustande bei *Diopatra amboinensis* die gleiche gelblich-weiße Farbe.

Nach Angaben von Andrews (1891) sind sie bei *Diopatra neapolitana* im lebenden Tier durch einen grünen Farbstoff intensiv gefärbt, der sich bei der Fixierung löst. Ob die Eier aber durch das lebende Tier hindurchschimmern, sagt Andrews nicht. Bei den ♀♀ von *Diopatra amboinensis* ist dies der Fall.

Die reifen Eier werden bei *Diopatra amboinensis* in die, bereits von

Pflugfelder beschriebenen, Wohnröhren abgelegt. In diesen fand er noch junge Tiere bis zu sechs Segmenten in der Nähe der Röhrenöffnung vor. Die Eier werden nach seinen Beobachtungen einzeln im Innern der Tube, nahe dem Ausgang, von dem Muttertier, wohl mit Hilfe der Drüsensekrete von den Bauchplatten, befestigt. Sie haben hier einen Zustrom von sauerstoffreichem Wasser, der ihnen durch die lebhafte Bewegung der Kiemen des alten Tieres zugeführt wird. Der Aufenthalt in den Wohnröhren des Muttertiers muß auch in anderer Hinsicht als für die Jungen recht günstig betrachtet werden. Bekanntlich werden die Röhren von *Diopatra amboinensis* im Bereich der Verlandungszone gefunden (Harms 1929), also dort, wo jeder Gezeitenwechsel eine außerordentlich starke Verlagerung der Schlammassen verursacht. Freilebende junge Tiere könnten dadurch leicht umkommen. Selbst erwachsenen Tieren kann Schlamm recht schädlich werden, sofern die Kiemen damit beschmutzt werden. Daher werden die Wohnröhren peinlichst sauber gehalten. Dies kommt auch den am Röhreneingang lebenden Jungen zugute. Insofern kann man in gewisser Weise von einer Art von Brutpflege reden.

Später verlassen die jungen Tiere die mütterliche Wohnröhre, um sich auf der Außenseite eine eigene Röhre zu bauen. Auch dies kann als Anpassung an die eigenartigen Umweltbedingungen aufgefaßt werden. Durch die Schlammverlagerungen, welche durch den Gezeitenwechsel verursacht werden, könnten die winzigen Röhrchen junger Tiere leicht entwurzelt werden. Dies wird durch eine Befestigung an der Wohnröhre des Muttertiers verhindert. Dieser Zusammenhang kann sehr lange erhalten bleiben. Durch sorgfältiges Auswaschen des Schlammes gelang es Herrn Dr. Pflugfelder bei *Diopatra nova species* diese Verbindung der Röhren dreier Generationen nachzuweisen: Durch Schlammablagerung waren das ursprüngliche Muttertier, sowie dessen Junge, gezwungen, ihre Röhren um je etwa 5 cm nach oben zu verlängern. Die nächste Generation setzte sich an den nunmehrigen Röhrenmündungen fest, weitere Schlammablagerungen machten einen weiteren Röhrenanbau notwendig, so daß schließlich ein bäumchenartiges Aussehen zustande kam. Dieser Zusammenhang ist indessen äußerst locker, so daß durch Wellenbewegung leicht einzelne Individuen abgelöst werden können, wodurch eine Verbreitung über größeren Raum ermöglicht wird. Eine solche kann auch dadurch erfolgen, daß Tiere aus irgendwelchen Gründen die Röhren verlassen, was häufig geschieht, wenn sie gereizt werden. Sie bewegen sich dann durch Schwimmbewegungen fort, um sich an anderer Stelle sogleich eine neue Röhre zu bauen.

D. Ovar.

I. Topographie.

Bei den Metazoen lassen sich in bezug auf die Differenzierung der Keimzellen drei große Gruppen unterscheiden: »Die niedersten Formen besitzen zeitlebens einen Fond von indifferenten Zellen, von denen, ganz unregelmäßig im Körper verstreut, Keimzellen sowohl wie andere Gewebszellen sich differenzieren können. Zu dieser Gruppe würden nur die Poriferen zu zählen sein.

Die zweite Gruppe (Cnidarier) besitzt ebenfalls noch ein indifferentes Zellenmaterial, aus dem, wie bei den Poriferen, männliche und weibliche Geschlechtselemente und somatische Zellen hervorgehen können. Jedoch begeben sich hier die männlichen und weiblichen Keimzellen nach bestimmten, scharf umschriebenen Stellen des Körpers hin, wo sie zur definitiven Reife gelangen und auch zur Entleerung kommen.

Die dritte Gruppe endlich umfaßt die große Mehrzahl der Metazoen mit gut entwickelten Keimdrüsen, die schon in der Embryonalentwicklung einen wohlumschriebenen Anlagenkomplex darstellen und dann sich zu einer männlichen oder weiblichen Keimdrüse weiter differenzieren. Im allgemeinen ist charakteristisch für die Gruppe, daß nach Entfernung der Drüse die somatischen Zellen nicht imstande sind, neue Keimzellen zu bilden« (Harms 1926).

Zur letzten Gruppe gehören auch die Anneliden, denn bei ihnen treten bereits fest umgrenzte Keimlager auf. Im einzelnen zeigen sie jedoch in bezug auf die Organisationshöhe ihrer Keimdrüsen erhebliche Differenzen.

So wird *Diopatra cuprea* von Andrews (1891) betreffs ihrer Gonaden dem primitiven Typ der Polychäten zugerechnet, die Ovarien seien nämlich »simple aggregations of peritoneal cells, or cells projecting freely into the body cavity with no special membranous investment«. Demgegenüber habe ich bei *Diopatra* andere Beobachtungen gemacht. Es sind nämlich wohlausgebildete Ovarien vorhanden, welche von einer Peritonealmembran mit typischen schmalkernigen Peritonealzellen begrenzt werden. Eine Sonderung in Keim- und Reifezone ist vorhanden, so daß ich *Diopatra* auf die gleiche Stufe wie die hochdifferenzierte *Amphitrite rubra* (Meyer 1886/1887) stellen möchte.

Die Zahl der Keimdrüsen variiert bei den verschiedenen Gruppen der Polychäten. Als das Ursprüngliche muß man mit Bergh (nach Meyer 1900/1901) das Vorkommen von Gonaden in allen Körpersegmenten annehmen, wie es bei *Lopadorhynchus*, Cirratuliden und *Chaetozone setosa* Mgrn. (Meyer 1886/1887) beschrieben ist.

Die ununterbrochen metamere Anordnung der Gonaden ist aber bei vielen Polychäten verloren gegangen, indem nur gewisse Segmente die Fähigkeit, Keimprodukte zu bilden, bewahrt haben. So liegen bei *Tomopteris Kefersteinii* (Schwartz 1905) Gonaden nur im 3.—9. Parapodium, bei den Terebelloiden (Meyer 1886/1887) in der Regel nur im caudalen Thoracalraum, ausnahmsweise auch im Abdomen.

Nach meinen Untersuchungen gehören *Diopatra amboinensis*, *Diopatra neapolitana* und *Diopatra cuprea* zu denjenigen Formen, welche in bezug auf Zahl der Keimdrüsen noch auf einem ziemlich ursprünglichen Zustand stehen. Ich fand nämlich die paarigen Gonaden in den Abdominalsegmenten in metamerer Anordnung. Sie beginnen etwa im 27. Abdominalsegment und reichen bis zum Pygidium. Dabei stehen sie im ganzen Tier ungefähr auf gleicher Differenzierungsstufe. Bei *Diopatra nova species* dagegen sind die Gonaden nur noch auf einen kleinen Bezirk von etwa 12 Segmenten im hinteren Teil des Abdomens beschränkt.

Auch das zeitliche Auftreten der Keimdrüsen variiert bei den verschiedenen Polychäten. In vielen Fällen werden die Gonaden bereits sehr früh gebildet, bei anderen treten sie erst später auf. Und während sie bei manchen Formen nach erfolgter Geschlechtsreife ständig in Funktion bleiben, bilden sie sich in anderen Fällen bei Eintritt der Brunst jedesmal wieder von neuem aus.

Die Ovarien von *Diopatra* treten erst relativ spät im voll ausdifferenzierten Tier auf, bleiben aber nach erfolgter Geschlechtsreife dauernd in Funktion, denn nie fand ich ausgewachsene Tiere ohne Gonaden, sondern stets alle Altersstufen von Keimzellen — von Oogonien bis zum ausgebildeten Ei — im Ovar bzw. in der Leibeshöhle vor.

Soviel Differenzen auch im einzelnen in Form, Zahl und Anordung der Gonaden bei den Polychäten vorkommen, so haben sie doch alle zweierlei gemeinsam: 1. sind sie Wucherungen im peritonealen Epithel und 2. stehen sie in besonderer Beziehung zu den Blutgefäßen. Fast immer sitzen die Keimdrüsen an Gefäßen, was wohl ohne weiteres aus Gründen einer guten Ernährung der ersteren zu erklären ist. Bei *Sternapsis scutata* (Vejdowsky 1880) dringt sogar in jedes einzelne Ei eine Gefäßschlinge ein. Als Träger der Gonaden kommen verschiedene Gefäße und verschieden weite Strecken auf denselben in Betracht. Im primitiven Falle sitzen die Keimzellen in sehr weiter Ausdehnung den Gefäßen an; mit fortschreitender Differenzierungshöhe der Gonaden werden dieselben auf bestimmte Regionen der Gefäße beschränkt.

Betreffs der Lage der Ovarien bei den von mir untersuchten *Diopatra*-Arten kann ich im wesentlichen die Angaben von ANDREWS (1891) für *Diopatra cuprea* bestätigen: »The ovary is a transverse band along the posterior face of a septum, on each side the body, extending from the cavity of the parapodium towards the digestive tract and ending as a protuberant, rounded mass ... Each mass surrounds a large bloodvessel and its lateral branches.« In der Regel sind die Gonaden auf ziemlich bestimmte Regionen von dem vom Ventralgefäß abgehenden Seitenzweig, dem Ventrobranchialgefäß, lokalisiert (Abb. 1, *sek Ov am Vbg*). Daneben aber fand ich in vereinzelten Fällen außer diesen paarigen Ovarien noch mehrere, regellos verstreute Keimlager (Abb. 2, *sek Ov*). Es handelt sich dabei nicht etwa um sogenannte schwimmende Ovarien, wie man zunächst etwa vermuten könnte, und wie sie bei *Onuphis* (BERGMANN 1903) vor-

Abb. 1. Querschnitt durch die Abdominalregion von *Diopatra amboinensis*. Mit den primären und den sekundären Ovarien. Normaler Zustand. *Bm* Bauchmark, *Bpd* Bauchplattendrüsen, *C* Cölom, *D* Darm, *Dg* Dorsalgefäß, *Dlm* dorsale Längsmuskulatur, *Eiz* Eizelle. *pr Ov* primäres Ovar, *sek Ov* sekundäres Ovar, *Vbg* Ventrobranchialgefäß, *Vg* Ventralgefäß, *Vlm* ventrale Längsmuskulatur. Susa, Hämalaun, Eosin. LEITZ, Oc. 1, Obj. 3. Vergr. 43 ×. Auf $^2/_3$ verkleinert.

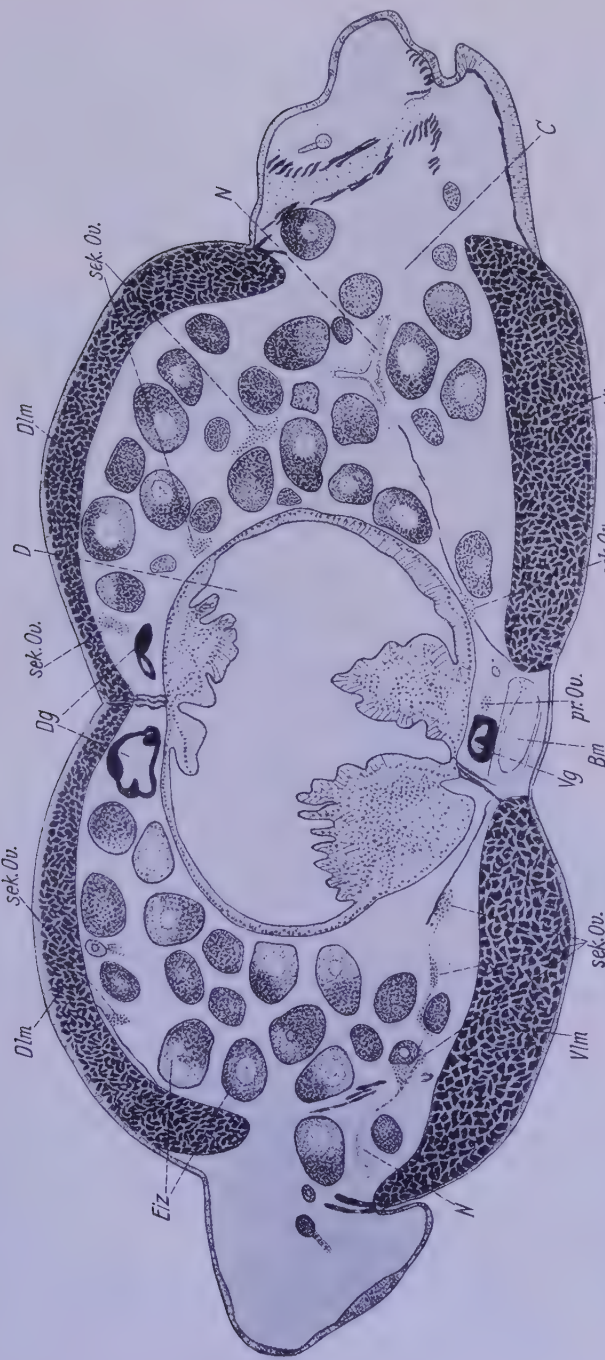

Abb. 2. Abdominalregion von *Diopatra amboinensis*, quer. Seltener Fall mit zahlreichen regellos verteilten sekundären Ovarien. *Bm* Bauchmark, *C* Cölom, *D* Darm, *Dg* Dorsalgefäß, *Dlm* dorsale Längsmuskulatur, *Eiz* Eizelle, *N* Nephridium, *pr Ov* primäres Ovar, *sek Ov* sekundäres Ovar, *Vg* Ventralgefäß, *Vlm* ventrale Längsmuskulatur. Susa, Eisenhämatoxylin. Schönfeldt. Vergr. 60×. Verkleinert auf ⅔.

kommen, sondern um festsitzende, von Peritonealepithel umkleidete Keimlager. Außer den paarigen, von ANDREWS (1891) beschriebenen Ovarien und den eben genannten, selten vorkommenden Keimlagern fand ich am Ventralgefäß stets einen Komplex von Keimzellen, welchen ANDREWS wohl übersehen, jedenfalls nicht beschrieben hat. Dieses Keimlager, dessen paarige Anlage mehr oder weniger ausgeprägt sein kann, sitzt dem Ventralgefäß an der dem

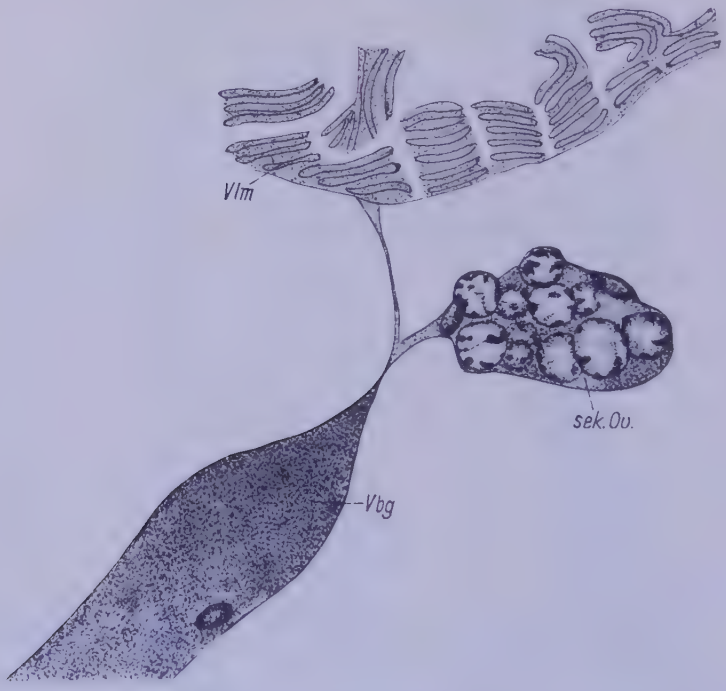

Abb. 3. Traubenförmige Anlage des sekundären Ovars, quer. *sek.Ov* sekundäres Ovar, *Vbg* Ventrobranchialgefäß, *Vlm* ventrale Längsmuskulatur. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion 1/12. Vergr. 1450×.

Bauchmark zugewandten Seite dicht an. Es unterscheidet sich dadurch sehr wesentlich von den paarigen Ovarien, daß es nur Keimzellen auf dem Oogonienstadium enthält. Ich bezeichne daher das Keimlager am Ventralgefäß als primäres Ovar und die paarigen Keimlager an den Seitenästen des Ventralgefäßes als sekundäre Ovarien. Letztere haben auf jungem Entwicklungsstadium die Traubenform typischer Anneliden-ovarien (Abb. 3). Später wird diese Gestalt in dem Maße verwischt, in welchem das Ovar nach allen Seiten wuchert.

II. Herkunft der Keimzellen.

Die Ansicht über die Herkunft der Gonaden bei den Polychäten hat sich im Laufe der letzten Jahrzehnte geändert. Kleinenberg (1886) hielt die Gonaden von *Lopadorhynchus* für ein Produkt des Ectoderms, sah allerdings später seinen Irrtum ein, als Meyer (1900/1901) am gleichen Objekt den Ursprung aus dem Peritoneum nachwies. Giard (nach Meyer) hat bei *Salmacina* eine zweifache Ursprungsquelle für männliche und weibliche Keimprodukte angenommen. Nach seinem Dafürhalten entwickelten sich die Spermamutterzellen aus dem Ectoderm, die Eier dagegen aus dem Entoderm. Nusbaum (Meyer) hielt die Urkeimzellen von *Clepsine* für Abkömmlinge des Entoderms. Pereyaslawzewa (Meyer) endlich behauptete, daß die Keimprodukte aus Zellen entstanden, die sich beim ausgebildeten Tier unmittelbar vom fertigen Darmepithel abtrennen oder aus gewissen spindelförmigen Zellen gebildet werden, welche von Muskelelementen nicht zu unterscheiden waren.

Alle diese Angaben erwiesen sich als Irrtümer, die durch ungenügende Beobachtung hervorgerufen wurden. Heute herrscht völlige Übereinstimmung darin, daß die Bildungsstätten der Geschlechtsprodukte bei den Polychäten genetisch den epithelialen Wandungen des Cöloms angehören und Abkömmlinge der Mesodermstreifen sind. Fraglich bleibt es dabei, ob die Urkeimzellen von vornherein nur zu Geschlechtszellen determiniert sind, oder ob sie als indifferentes Zellenmaterial sich nach verschiedener Richtung differenzieren können.

Das heißt mit anderen Worten: Haben die Polychäten eine Keimbahn?

Es besteht heute die lebhafteste Neigung, diese Frage in positivem Sinne zu beantworten, obwohl diese Ansicht mehr auf Vermutungen als auf Nachweisen beruht. Entschieden kann dieses Problem erst dann werden, wenn die Keimzellen während der ganzen Ontogenese genau verfolgt werden, und wenn auch die Gonadenregeneration zu Rate gezogen wird.

Bei den älteren Autoren ist die Fragestellung, ob eine Keimbahn bei den von ihnen untersuchten Polychäten existiere, nicht so scharf formuliert. Doch kann man aus ihren Angaben wohl schließen, daß sie sie ablehnten. So gibt Spengel (1879) an, daß er bei Echiuren einen Teil der Zellen des Peritonealüberzugs zu »Ureiern« umgewandelt fand.

Entsprechend stellte Beard (1898) bei dem parasitischen Polychäten *Myzostoma* fest: »The first eggs to arise appear as modified cells of the peritoneum.«

Auch Meyer (1886/1887) und Eisig (1887) nehmen bei Polychäten eine allmähliche Umwandlung von Peritonealzellen zu Keimzellen an. Meyer bezeichnet die Gonaden wegen ihres Ursprungs als Peritonealdrüsen. Bei den Terebelloiden besteht das Peritoneum im allgemeinen aus einer dünnen, dem Anschein nach homogenen Membran, die ovale Kerne enthält. Bei angehender Brunst wird die Peritonealhülle an gewissen Stellen des Vas ventrale bei *Amphitrite rubra* plasmareicher und granuliert, wobei die Kerne, welche näher zusammenrücken, größer, rundlich und heller werden. Damit ist das Geschlechtsepithel gebildet. Dieses fängt an zu wuchern, erhebt sich und zieht die benachbarte unverändert gebliebene Partie des Peritoneums nach sich, wodurch nun die unten anfangs vom Blute bespülte Zellschicht allmählich gegen das Gefäßlumen abgegrenzt wird. Es entsteht so die nach oben offene, junge Peritoneal-

drüse, die durch fortschreitendes Längenwachstum eine schlauchförmige Gestalt erhält. Bei *Lopadorhynchus* faßt Meyer die Basalschicht des Keimlagers als modifizierten Abschnitt des die Segmentalorgane bekleidenden Peritoneums auf.

Unter den neueren Autoren dagegen tritt Malaquin (1924) entschieden für eine Keimbahn bei der von ihm untersuchten *Salmacina Dysteri* ein. Er stützt seine Ansicht in erster Linie auf die Verhältnisse im präanalen Segment, »le bourgon générateur pygidial«. Denn »ce bourgon renferme les ébauches, qui engendrent les composants de chaque métamère nouveau, de sorte que l'ontogenèse s'y poursuit d'une manière quasi ininterrompue. On peut donc practiquement, partant des glandes génitales différenciées et segmentaires et remontant de segment en segment, arriver jusqu'à leurs cellules sexuelles génératrices, situées dans le bourgon pygidial«.

Das Resultat seiner diesbezüglichen Untersuchungen an *Salmacina Dysteri* (1924) ist folgendes: »En résumé, les glandes génitales, chez la Salmacine, et vraisemblablement chez la généralité des Annelides, ne dérivent pas d'une transformation de l'épithélium coelomique, et celui-ci ne participe en rien à la genèse des cellules sexuelles. L'ébauche génitale tire son origine . . . d'une lignée de cellules sexuelles, les gonocytes, extracoelomiques, situés dans le tissu mésenchymateux sousjacent. Par leur multiplication, les gonocytes donnent les cellules goniales.«

Und später sagt er, auf Grund weiterer Untersuchungen am gleichen Objekt (1925): »Les cellules sexuelles, descendantes des deux initiales, sont les premiers gonocytes pygidiaux. Ceux-ci seront ensuite distribués dans les métamères, ou ils deviennent les gonocytes extracoelomiques, première ébauche des glandes génitales: leur ensemble constitue une lignée germinale autonome dans l'individu, et continue d'une génération à l'autre.«

Im Sinne einer Keimbahn sind auch die Angaben Iwanoffs (1907) über regenerierende Spioniden, besonders *Nerine*, zu werten. Er stellte nämlich fest, daß die Genitalzellen sich schon sehr früh, bereits vor Bildung des Peritoneums, differenzieren. Die grobkörnigen Urgeschlechtszellen sollen sich häufig indirekt teilen und dadurch zeitweilig kleiner werden, sollen sich aber immer von den sehr kleinen und dunkel gefärbten Zellen des Peritoneums unterscheiden lassen. Aus ihnen gehen dann die neuen Genitalzellen und vielleicht noch Nephridien hervor. Für Polychäten mit späterer Differenzierung der Genitaldrüsen nimmt er zwar ihren Ursprung aus dem Peritoneum an, so daß letzteres nach dem Verschwinden sämtlicher Genitaldrüsen diese wieder aus sich heraus bilden kann, stellt es sich aber so vor, daß auch hier stets Urgeschlechtszellen vorhanden sind. Dieselben sollen sich in ihrem Aussehen aber nicht von den Peritonealzellen unterscheiden lassen und erst dann kenntlich werden, wenn sie in der Fortpflanzungsperiode wachsen und sich in Genitalzellen eines der beiden Geschlechter umwandeln. Nach späteren Untersuchungen über die Ontogenese von *Spio* berichtet Iwanoff (1928), daß er bei diesem Polychäten bereits im Larvenstadium von 4—5 Segmenten Urgeschlechtszellen in der Zahl von 1—2 fand. »Sie liegen in der Mittelebene der ventralen Hälfte der Larvenleibeshöhle und können sowohl im Vorderende als auch im Hinterende und im mittleren Körperteil der Larve vorkommen, ohne an ein bestimmtes Segment gebunden zu sein.« . . . »Im Verlauf des Auswachsens neuer Segmente gehen die Urgeschlechtszellen (sie haben sich durch Teilung vermehrt), die bis dahin unter der

Splanchnopleura des Darmes in der medialen Bauchlinie desselben lagen, zuerst in das mediane lockere ventrale Mesenterium über, und danach, mit Umbildung desselben in das definitive zweischichtige Mesenterium, verbleiben einige Urgeschlechtszellen zwischen den Mesenteriumblättern und wandern längs derselben in die hinteren Segmente, während die übrigen Urgeschlechtszellen in die Dissepimente zwischen beiden Blättern hinaufkriechen und hier die Anlagen der beiden Geschlechtsdrüsen jedes Dissepimentes bilden.«

Demnach wurde für diesen Polychäten die Kontinuität der Keimzellen von Iwanoff recht weit zurück verfolgt.

Bei vielen Oligochäten sprechen neuere diesbezügliche Untersuchungen auch für eine Keimbahn.

Nach Penners (1929) sind Urkeimzellen von *Peloscolex benedeni* schon auf sehr frühen Entwicklungsstufen zu beobachten. »Es fanden sich in einem noch rundlichen Embryo, dessen Ectodermkeimstreifhälften sich vorn gerade vereinigt hatten, zwischen den Urmesodermzellen und dem Entoderm jederseits mehrere Urkeimzellen, die von vornherein durch ihren besonderen Bau und ihre Lage von den übrigen Mesodermzellen verschieden sind.« Aus ihrer frühesten Lage dicht an den beiden Urmesodermzellen folgert Penners mit großer Wahrscheinlichkeit, »daß die Urgeschlechtszellen in ganz bestimmter Weise von den Urmesodermzellen geliefert werden.« Für *Tubifex rivulorum* und *Pachydrilus lineatus* endlich glückte ihm und seinem Schüler Stäblein (1930) der exakte Nachweis, daß die Urkeimzellen von den Urmesodermzellen gesproßt werden und nicht, wie Meyer (1929) bei *Tubifex rivulorum* behauptete, aus Material des Cölomblockes hervorgehen.

Meine eigenen Beobachtungen über die Herkunft der Keimzellen von *Diopatra* erstrecken sich leider nur auf die Reifephase des Tieres und können demnach keinen Anspruch darauf machen, diese Frage definitiv zu lösen. Jedoch scheinen sie mir Hinweise für das Vorhandensein einer Keimbahn zu geben.

Während die sekundären Ovarien, wie bereits erwähnt, keine ganz streng determinierte Lage an den Ventrobranchialgefäßen haben, ist das primäre Ovar, also das eigentliche Keimlager, stets an der gleichen Stelle am Ventralgefäß gelegen.

Angenommen, daß eine Umwandlung von Peritonealzellen in Keimzellen stattfindet, so wären demnach nur bestimmt lokalisierte Zellen dazu in der Lage. Dadurch wird schon diese angenommene Potenz der Peritonealzellen eingeengt.

Dazu kommt, daß dieses primäre Keimlager zuerst angelegt wird, und wie wir sehen werden, aus seinen Elementen die sekundären Gonaden gebildet und immer wieder erneuert werden.

Cytologisch lassen sich meine Befunde allerdings nicht ohne weiteres im Sinne einer Keimbahn auslegen. Im allgemeinen haben die Oogonien im primären Keimbezirk die für sie als charakteristisch geltende Kern-

struktur und weisen nur Unterschiede in ihrer Größe auf. Doch habe ich auch zuweilen solche Zellen im primären Ovar gefunden, bei denen ich nicht mit Sicherheit bestimmen konnte, ob es Oogonien oder Peritonealzellen waren (Abb. 4, *Pz*).

Dieselbe Schwierigkeit hatte JANDA (1912) bei *Criodrilus* festgestellt: »Der Unterschied zwischen den jungen Gonadenzellen und den gewöhnlichen Peritonealzellen der Septalwand ist kein deutlicher.«

Aber selbst die Tatsache, daß zuweilen eine Unterscheidung zwischen Peritonealzellen und Oogonien schwer ist, spricht noch nicht gegen

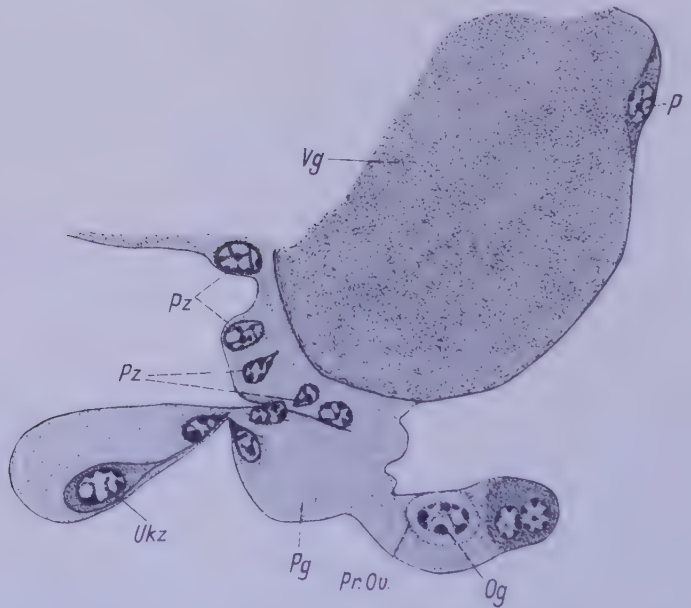

Abb. 4. Erste Anlage des primären Ovars (primärer Keimbezirk). *Og* Oogonie, *P* Kern der Gefäßwand, *Pg* Peritonealgewebe, *pr Ov* primäres Ovar, *Pz* zweifelhafte Urkeimzelle im Peritonealepithel. *Ukz* Urkeimzelle, *Vg* Ventralgefäß. Susa, Hämalaun, Eosin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion 1/12. Vergr. 1450×.

die Annahme einer Keimbahn bei *Diopatra*. Es ist denkbar, daß Zellen zu bestimmter Differenzierungsrichtung determiniert sind, ohne daß es sofort morphologisch sichtbar wird.

Über die Struktur der ausgebildeten Urkeimzellen herrscht bei allen Autoren Einstimmigkeit. NUSBAUM (1908) beschreibt die wandernden Urkeimzellen von *Nereis* als leicht erkennbar, da ihr Plasma mehr oder weniger grobkörnig erscheint. Ihre Form ist meist oval, doch können sie auch amöboide Gestalt annehmen und gelegentlich auch spindelförmig oder etwas geschlängelt bandförmig werden, was mit den

aktiven Bewegungen dieser Zellen zusammenhängt. Die sich in ihren Gestalten stärker verändernden Zellen enthalten gewöhnlich viel weniger Körnchen als die mehr ovalen oder rundlichen, welche mehr passiv durch die peritonealen Elemente verdrängt werden.

Meine eigenen Beobachtungen stehen mit diesen Angaben durchaus in Einklang. Die stark granulierten Urkeimzellen fallen schon durch ihre Größe auf. Ihre Form ist in der Regel oval, häufig sind sie dabei auf der dem primären Ovar zugewandten Seite in einen sehr feinen, mehr oder weniger langen Protoplasmafortsatz ausgezogen (Abb. 5, *Ukz*). Mittels dieses Stieles scheinen sie zunächst im primären Ovar festzusitzen (Abb. 4, *Ukz*). Urkeimzellen in der Nähe des sekundären Ovars zeigen diesen Fortsatz teils gar nicht, teils weniger deutlich (Abb. 6, *Ukz*). Ihr Kern ist stets sehr groß und erscheint im Gegensatz zum Protoplasma

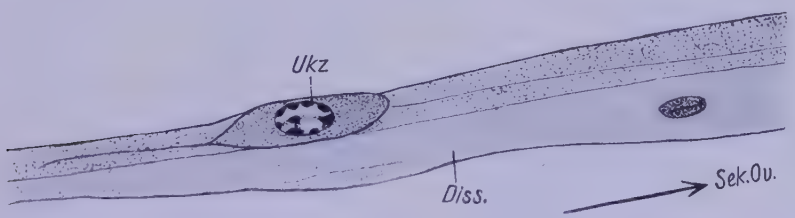

Abb. 5. Urkeimzelle mit Plasmafortsatz auf der Wanderung vom primären zum sekundären Ovar. *Diss* Dissepiment, *sek Ov* sekundäres Ovar, *Ukz* Urkeimzelle. Susa, Hämalaun, Eosin. Leitz, Oc. 4, Immersion 1/12. Vergr. 1350×.

sehr hell gefärbt, wobei das Chromatin in großen Brocken eine periphere Lage einnimmt. Die Form der Kerne ist rund bis oval, je nachdem die Urkeimzellen runde oder ovale Gestalt haben.

Die bei vielen Polychäten von verschiedenen Autoren als aktiv beweglich beschriebenen Urgeschlechtszellen wandern bei *Diopatra* einzeln vom primären Ovar fort. Sie ziehen dabei auf direktem Wege entlang. In der Regel setzen sie sich an ziemlich bestimmter Stelle des Ventrobranchialgefäßes fest und bilden hier das sekundäre Ovar. Dabei erfolgt ihre Fortbewegung nicht passiv durch Wachstumsverschiebungen der Gewebe — dieser seltenere Fall wird von Malaquin (1924) bei *Salmacina Dysteri* beschrieben, wo die Gonocyten bei der Neubildung normaler Segmente »sont transportés passivement, . . . et cheminent à la manière des jalons d'un glacier«, — sondern sie wandern bei *Diopatra* aktiv zu ihrer Reifungsstätte, auch noch zu Zeiten, wenn das Segment völlig ausgewachsen ist und daher eine passive Verschiebung unmöglich ist. Bei ihrer Wanderung erleiden sie aber keine sehr weitgehende — amöboide — Formveränderung, sondern haben etwa ovale bis spindelförmige Gestalt.

Iwanoff (1907) fand, daß bei regenerierenden Tieren von Spioniden die Urkeimzellen stets aus dem alten Ovar an den Wandungen der Blutgefäße direkt entlang wanderten. Sie stiegen längs des Genitalastes nacheinander zu dem Ventralgefäß herab und an diesem weiter in der Richtung des Regenerates. Auf ihrer Wanderung fand Iwanoff die Urgeschlechtszellen nicht zerstreut, sondern in langer Reihe ziehend, wobei sie durch einen ununterbrochenen Strang sehr zarten Gewebes

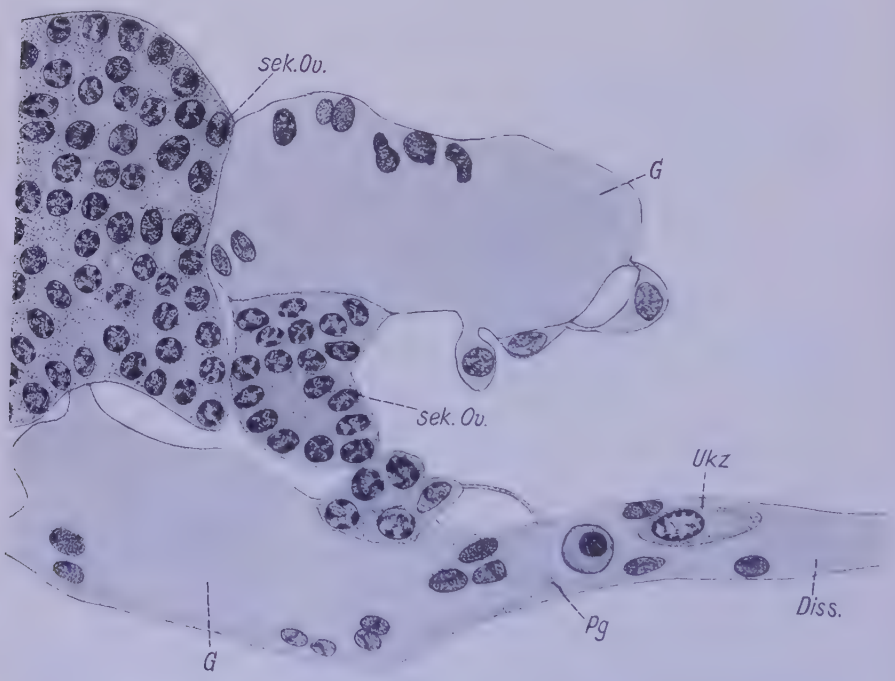

Abb. 6. Sekundäres Ovar mit zuwandernder Urkeimzelle. *Diss* Dissepiment, *G* Gefäß, *Pg* Peritonealgewebe, *sek Ov* sekundäres Ovar, *Ukz* Urkeimzelle. Susa, Hämalaun. Eosin. Leitz, Oc. 4, Immersion 1/12. Vergr. 1350 ×.

miteinander in Verbindung standen. Aus dem Aussehen des Stranges, welcher an denjenigen Stellen, wo keine Urkeimzellen lagen, enger wurde und zusammenfiel, schließt Iwanoff auf eine Schlauchform dieses zarten Gewebes. Ohne in die sekundäre Leibeshöhle zu geraten, sollen die Urgeschlechtszellen in diesem Schlauch entlang ziehen.

Die Urkeimzellen bei *Diopatra* scheinen sich einerseits auch in einem Schlauch von Peritonealgewebe vom primären zum sekundären Ovar hin zu bewegen, können aber auch frei auf dem Dissepiment durch die sekundäre Leibeshöhle ziehen.

III. Cytologie des Ovars.

Die Gonaden der Anneliden zeigen in bezug auf Verteilung der verschiedenen Entwicklungsstadien der Keimprodukte Differenzen. Im primitivsten Falle liegen alle Stufen von Keimzellen regellos in der Gonade zusammengehäuft.

Bei den höher differenzierten Polychäten ist dagegen eine deutliche Sonderung in keimerzeugenden Abschnitt und in Wachstumszone im Ovar mehr oder weniger ausgeprägt.

Über die Zellanteile in den Ovarien von *Diopatra cuprea* macht Andrews (1891) folgende Angaben: ». . . the one (part) applied to the septum, a densely aggregated collection of nuclei in protoplasmic matrix . . . where nuclear division appears to take place actively . . . the other projecting into the body cavity freely«. Er beschreibt damit eine Vermehrungs- und Wachstumszone.

Diese Beobachtungen an *Diopatra cuprea* kann ich im wesentlichen für die von mir untersuchten *Diopatra*-Arten bestätigen. Im sekundären Ovar sind zwei Regionen zu unterscheiden: im basalen Teil, in Gefäßnähe, eine protoplasmatische Matrix mit zahlreichen Kernen, Oogonien (Abb. 7, *Og*), darauf eine Zone von Oocyten in Synapsisstadien (*Sy*), und, in die Leibeshöhle hineinsprossend, schließlich die Wachstumszone der Oocyten (*Oc*). Dabei möchte ich aber, in Ergänzung zu Andrews, besonders betonen, daß das primäre Ovar als das eigentliche Urkeimlager anzusehen ist. Wie bereits oben angegeben, wandern die am Ventralgefäß gebildeten Urkeimzellen an eine ziemlich fest bestimmte Stelle des Ventrobranchialgefäßes, wo durch Vermehrung derselben und durch erneute Hinzuwanderung von Urkeimzellen die sekundären Ovarien angelegt werden.

Die jüngsten, als Keimzellen zu deutenden Zellen machen eine mehr oder weniger lange Vermehrungsperiode durch, bevor sie als Oocyten erster Ordnung ihr Wachstum beginnen. Die frühere Annahme, wie wir sie bei Braem (1894) für *Ophryotrocha puerilis* finden, ging dahin, daß sich die Oogonien amitotisch vermehrten. Korschelt (1894) aber zeigte am gleichen Objekt, daß die vermeintlichen amitotischen Stadien in Wirklichkeit Vorbereitungen für die Mitose sind. Nach meinem Dafürhalten ist P. Iwanoff (1928) auch ein Irrtum unterlaufen, wenn er behauptet, daß sich die Urgeschlechtszellen von *Spio* beständig durch amitotische Teilung vermehren. Heute gilt es sonst für alle Polychäten als sicher, daß sich die Oogonien nur durch echte Mitose vermehren, was ich auch einwandfrei bei *Diopatra* beobachten konnte. Doch waren

derartige Teilungsstadien im primären Ovar selten zu sehen, woraus ich schließe, daß die Mitose sehr rasch abläuft.

Allgemein gültig für die Polychäten ist auch die Beobachtung Bergmanns (1903) an *Hesione sicula*, wonach die jüngeren Keimzellen den Wandungen der Blutgefäße näher anliegen als die älteren. Es steht fest, daß die Blutflüssigkeit für die Eizellen eine hervorragend ernährende Rolle spielt, ja, ihnen in manchen Fällen sogar den Impuls zur Ent-

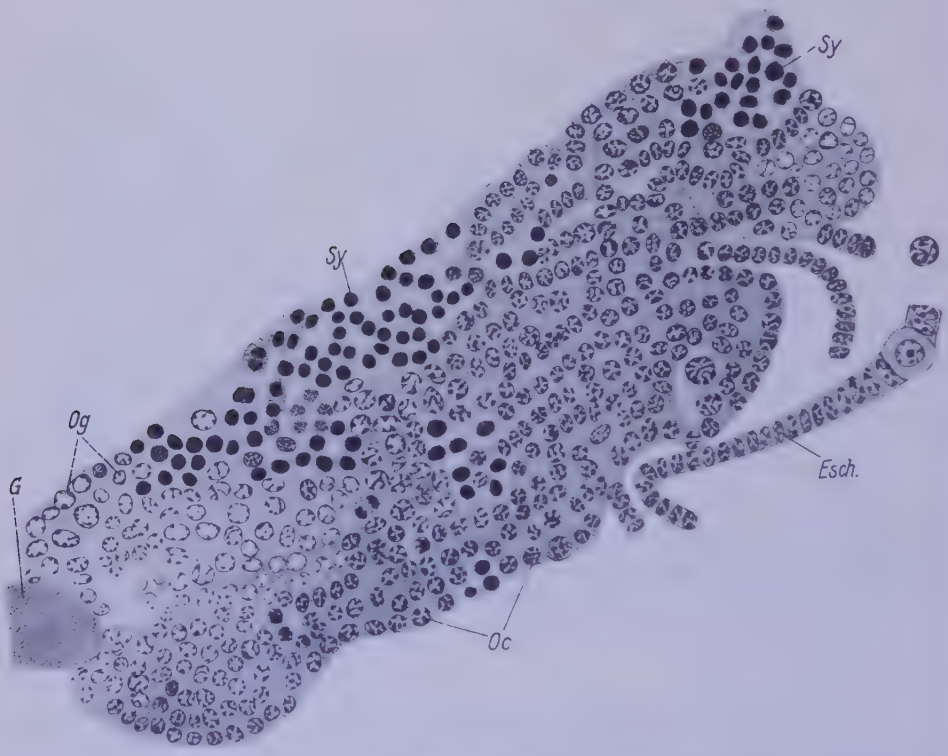

Abb. 7. Übersichtsbild des sekundären Ovars. *Esch* Eischnur, *G* Gefäß, *Oc* Oocyte, *Og* Oogonie, *Sy* Synapsisstadium. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Oc. 4, Obj. 7. Vergr. 625×. Verkleinert auf $^2/_3$.

wicklung gibt, wie es Fauré-Fremiet (1924/1925) von den Keimzellen bei *Sabellaria* berichtet: Selbst noch Oocyten verfallen im Laufe ihrer Entwicklung infolge ihrer Anordnung in morulaartigen Komplexen dem Entwicklungsstillstand oder sogar der Degeneration, wenn sie von der Gefäßoberfläche verdrängt werden.

Auch bei *Diopatra* sitzen die Ovarien mit ihrem basalen Teile den Gefäßwandungen eng an, und da die jüngsten Keimzellen, wie bereits

erwähnt, an der Basis der Gonaden liegen, ist auch hier die ernährende Funktion des Blutes für die jüngsten Eistadien ohne weiteres klar.

Bezüglich der Struktur der ausgebildeten Oogonien herrscht bei den Polychäten weitgehende Übereinstimmung. Daher können die Angaben Meyers (1886/1887) für die Vermehrungszone im Ovar von *Amphitrite rubra* im großen und ganzen auch auf *Diopatra* bezogen werden. Die Vermehrungszone stellt nach Meyer eine Zellmasse dar, deren Protoplasma kaum merklich in Zellbezirke eingeteilt ist und ziemlich helle, rundliche Kerne mit je einem dunklen Kernkörperchen enthält. Hierauf folgt eine Region, wo zahlreiche Mitosen auf eine starke Zellvermehrung hinweisen.

Sehr schwierig und meist unmöglich ist es, die Zahl der Teilungen festzustellen, die jede Oogonie vor ihrer Umwandlung in Oocyten durch-

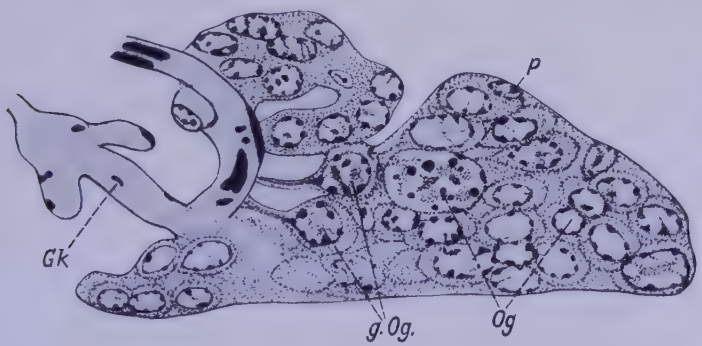

Abb. 8. Verschiedenheiten der Oogonien im primären Ovar. Die plasmatischen Fortsätze zweier Oogonien sind deutlich sichtbar. *Gk* Gefäßklappe, *g Og* gestielte Oogonie, *Og* Oogonie, *P* Peritonealkern. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz. Komp.-Oc. 8, Immersion. 1/12. Vergr. 1450×.

macht. Daher sind solche Angaben bei Polychäten auch nur sehr spärlich. Fauré-Fremiet (1924/1925) nimmt bei *Sabellaria* mehr schätzungsweise vier Oogonienteilungen an, da die Oocyten stets in kleinen Zellgruppen von 16 zusammenliegen.

Nach meinen Untersuchungen sind die Angaben von Andrews (1891) für die Vermehrungszone bei *Diopatra cuprea* auch für die anderen *Diopatra*-Arten zutreffend: »In the solid matrix near the septum, we find no cell walls to be visible, but there the nuclei are small and closely packed in a common protoplasmic mass. Immediately about the blood-capillaries the nuclei remain small.« Allerdings beschränken sich seine Angaben nur auf das sekundäre Ovar.

Im primären Ovar, dem eigentlichen Urkeimlager, fand ich folgende Verhältnisse (Abb. 8): Dem Ventralgefäß mehr oder weniger eng angelagert, liegt ein größerer Zellkomplex, dessen Kerne in verschiedensten

Größen ähnliche Struktur haben (*Og*). Die Kerne erscheinen sehr hell, da das Chromatin in einzelnen Körnern auf einem sehr feinen Reticulum peripher gelagert ist. Nucleoli waren nicht immer einwandfrei festzustellen, da das Chromatin meist die Gestalt von runden Körnern hat und in Form und Färbung nicht von den Nucleolen zu unterscheiden ist. Abgesehen von ihrer Größe weichen die Kerne auch in ihrer Form voneinander ab. Es sind alle Übergänge zwischen völlig runden bis stark elliptischen Kernen vorhanden. Das Plasma der Oogonien ist etwas dunkel gefärbt, Zellgrenzen lassen sich jedoch nicht immer einwandfrei feststellen. Neben diesen unscharf gegeneinander abgegrenzten Urkeimzellen gibt es solche, deren Kerne im wesentlichen die gleiche Struktur aufweisen, sich aber dadurch von den anderen unterscheiden, daß ihr Plasmaleib deutlich gegen ihre Umgebung abgesetzt und vor allem in einen feinen Stiel verlängert ist (*g Og*). Ihr Kern ist auch leicht zugespitzt in diesen Stiel hineingezogen. Mit ihrem Fortsatz sitzen die Oogonien dem Ventralgefäß an, bis sie später zur Bildung der sekundären Ovarien abwandern. Der ganze primäre Keimbezirk ist von einer Peritonealmembran umschlossen, in welcher typische peritoneale Kerne (*P*) sichtbar sind.

Solche rein oogonialen Keimbezirke sind bei anderen Polychäten kaum beschrieben worden. Fast immer wurden neben Oogonien auch Oocyten in den Ovarien gefunden. In gewisser Weise ließe sich nur der sogenannte »sterile thoracale Keimstock« der meisten Capitelliden (Eisig 1887) damit vergleichen. Dieser »verharrt zeitlebens auf der Stufe der Kernwucherung. Zwar wachsen die Kerne teilweise und zeigen damit die Tendenz, zu Keimbläschen werden zu wollen, aber weiter bringen sie es nicht; denn es kommt weder zu einer Umgebung mit Zellsubstanz, noch zu einer Ausbildung von Keimflecken. Solche Kerne kann man als sterile bezeichnen.« Eine Abwanderung dieser Keimzellen aber in andere Bezirke, wie ich sie vom primären Ovar beobachten konnte, wird von Eisig nicht beschrieben.

Dieselben Oogonien, wie sie für das primäre Keimlager charakteristisch sind, fand ich auch an der Basis des sekundären Ovars. Daneben aber sind hier Synapsisstadien sehr häufig, in denen alle Kerne gleiche Größe haben. Von diesem Zeitpunkt an treten die Oogonien in die Wachstumsphase ein, sind also Oocyten geworden. Das Übergangsstadium von einer Phase in die andere ist jedoch schwer feststellbar. Wie bei den meisten Polychäten ist es auch für die *Diopatra*-Arten unmöglich, die Zahl der den Oocyten vorausgehenden Oogonienteilungen zu ermitteln. Es sei bereits an dieser Stelle erwähnt, daß diejenigen

Zellen, die zu Nährzellen werden, mehr Teilungen durchmachen als die späteren Eizellen.

Die Angaben von Andrews (1891) über die Wachstumszone bei *Diopatra cuprea* sind nur recht dürftig: »Towards the periphery of the ovary the cells increase in size and often show a linear arrangement and then, when still larger, exhibit cellboundaries . . . The cells present a festoon-like collection of cell strings or necklace-like loops, each capped by an ovum at its protuberant, free part.«

Die Grenze zwischen Vermehrungs- und Wachstumszone wird im sekundären Ovar der untersuchten *Diopatra*-Arten ungefähr von den Synapsisstadien bezeichnet. Denn die Oocyten werden als solche erstmalig im Synapsisstadium identifizierbar, vorher ist eine Unterscheidung von den Oogonien nicht möglich. In der Synapsiszone sind die Zellgrenzen bereits sehr deutlich, und oft ist eine reihen- oder ringförmige Anordnung der nunmehrigen Oocyten nicht verkennbar. Die Plasmazone ist zunächst noch sehr schmal und zeigt bei allen Oocyten, ebenso wie der Kern, übereinstimmende Struktur. Das Plasma ist von homogener Beschaffenheit, das Kernchromatin hat die für das Synapsisstadium typische Anordnung. In dem nun folgenden Stadium des beginnenden Wachstums wird das Chromatin aufgelockert und im Kern zerstreut. Jetzt sind auch die Nucleolen, die in Ein- bis Zweizahl auftreten und runde, mit Eisenhämatoxylin stark färbbare Körper vorstellen, deutlich zu erkennen. Das Plasma verändert sich zunächst kaum. Die Form der Oocyten ist rund, nur hin und wieder durch enge Lagerung etwas deformiert. Nach der Oberfläche des Ovars schreitet das Wachstum der Oocyten immer weiter fort. Dabei zeigt es sich bereits, daß nicht alle Keimzellen gleichmäßig wachsen, sondern einzelne ihre Geschwister um ein bedeutendes an Größe überholen. Diese vergrößerten Zellen sind die künftigen Eizellen, während die langsam wachsenden noch zahlreiche mitotische Teilungen durchmachen und zu Nährzellen werden.

E. Eischnüre.

I. Bildung der Eischnüre und Determination der Eizellen.

Wie bereits oben mitgeteilt, differenzieren sich bei den *Diopatra*-Arten nach dem Synapsisstadium zwei Zellarten heraus, welche sich längere Zeit nur durch ihre Größe voneinander unterscheiden lassen. Dabei ordnen sich die Zellen schnur- oder ringförmig an, so daß die späteren Zellstränge schon deutlich erkennbar sind. Die Mitte der Schnur wird von der Eizelle eingenommen, wie es auch Andrews (1891)

für *Diopatra cuprea* angibt: »The spherical ovum is seen to be provided with two nearly equal tails or strings of cells.« Die jüngsten von mir als solche erkannten Zellstränge bestanden bei *Diopatra neapolitana* aus je drei Zellen in kranzartiger Anordnung (Abb. 9, *Zstr*). Zur Zeit ihrer

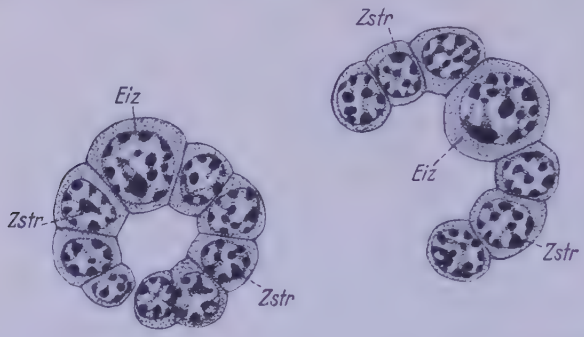

Abb. 9. Zwei junge Eischnüre aus dem sekundären Ovar von *Diopatra neapolitana*. *Eiz* Eizelle, *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion 1/12. Vergr. 1450×.

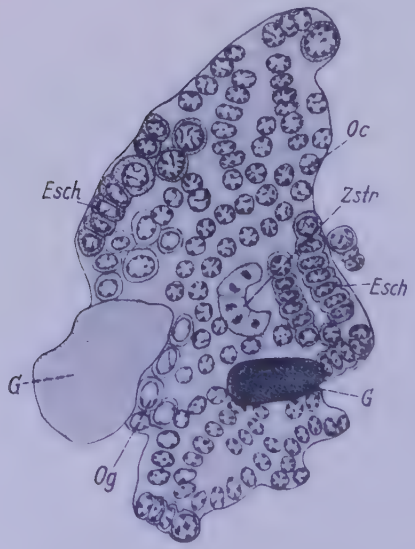

Abb. 10.

Abb 11.

Abb. 10. Entwicklung der Eischnüre im sekundären Ovar von *Diopatra amboinensis*. *Esch* Eischnur, *G* Gefäß, *Oc* Oocyten, *Og* Oogonien, *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 1, Immersion 1/12. Vergr. 446×.

Abb. 11. Einzelne Eischnur mit Mitosen (vgl. Abb. 10). *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion 1/12. Vergr. 1450×.

vollen Ausbildung aber beträgt ihre Zahl je etwa 32 Zellen, wobei größere oder kleinere Schwankungen vorkommen. Sie machen also noch zahlreiche Teilungen durch, nachdem die Eizelle sie schon erheblich an Größe übertroffen hat. Bei Beginn der Schnurbildung stehen alle Zellen ungefähr auf gleichem Teilungsstadium (Abb. 10 u. 11, *Zstr*).

In der Regel liegen Ei- und Schnurzellen zunächst in einer Reihe, so daß die beiden Stränge dem Ei von zwei einander gegenüberliegenden Seiten ansitzen (Abb. 12, *Zstr*). In dem Maße aber, wie das Ei weiter-

Abb. 12. Eine Eischnur aus dem Cölom von *Diopatra amboinensis* mit noch ursprünglich geradliniger Anordnung der Zellen. Die große Eizelle springt schon deutlich hervor. *Eiz* Eizelle, *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion 1/12. Vergr. 1450×.

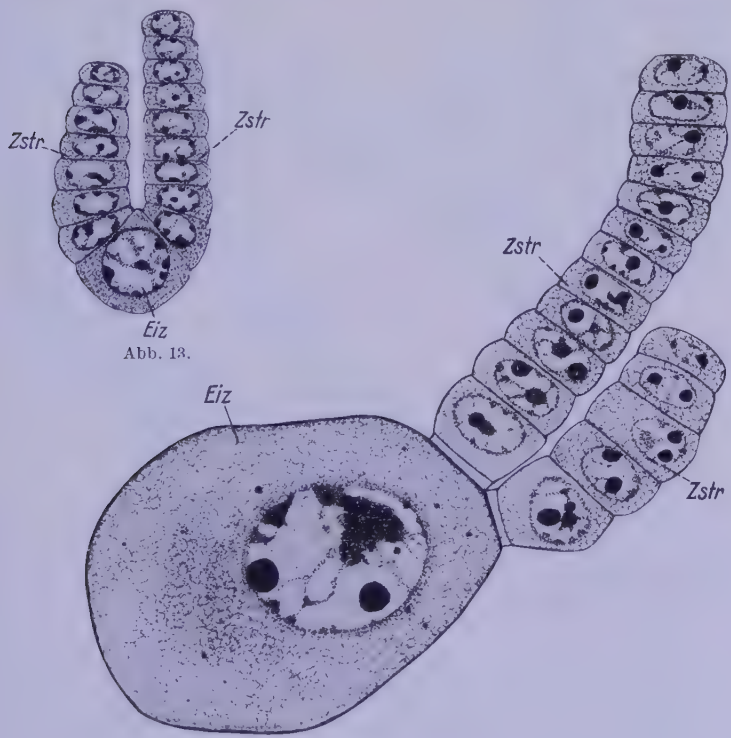

Abb. 13.

Abb. 14.

Abb. 13. Freie Eischnur von *Diopatra amboinensis*. Fortgeschrittenes Stadium. Bezeichnungen wie Abb. 12.

Abb. 14. Freie Eischnur von *Diopatra amboinensis*. Endstadium. Bezeichnungen wie Abb. 12.

wächst, wandern beide Schnüre herum (Abb. 13, *Zstr*), so daß sie schließlich dicht nebeneinander an einem Eipol liegen (Abb. 14, *Zstr*). Diese Wanderung scheint nicht aktiv zu sein, sondern ist vielmehr durch das

einseitige Wachstum der Eizelle nach der späteren freien Seite hin bedingt. Die Eizelle keilt gewissermaßen nach außen aus. In der Regel verlassen die Eischnüre das Ovar schon sehr frühzeitig, kurz nachdem die Eizelle ihre Geschwister etwas an Größe übertroffen hat, um das weitere Wachstum in der Leibeshöhle zu vollenden. Ihr Austritt aus

Abb. 15.

Abb. 15. Austritt einer Eischnur aus dem sekundären Ovar von *Diopatra amboinensis*. *Esch* Eischnur, *sek Ov* sekundäres Ovar, *Sy* Synapsisstadium. *Susa*, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 4, Obj. 7. Vergr. 625×.

Abb. 16.

Abb. 16. Freie Eischnur von *Diopatra amboinensis* mit abnormer Sprossung. *Eiz* Eizelle, *spr Zstr* sprossender Zellstrang, *Zstr* Zellstrang. Susa, Safranin. LEITZ, Oc. 3, Immersion 1/12. Vergr. 960×.

dem Ovar scheint dadurch zu erfolgen, daß die Schnüre an einem Ende herausgedrückt werden, wobei die Peritonealhülle an dieser Stelle durchbrochen wird (Abb. 15, *Esch*).

Die im Cölom frei flottierenden Zellschnüre hängen an der Eizelle in geldrollenähnlicher Anordnung, wobei die dem Ei zunächst gelegenen Zellen am größten sind. ANDREWS (1891) gibt für *Diopatra cuprea* an, daß: »the branching of the strings is common«, was ich aber bei allen vier von mir untersuchten *Diopatra*-Arten nur in seltenen Fällen fand

und nicht für das Normale halte (Abb. 16, *spr Zstr*). Auch das Vorkommen von zwei Eizellen in einer Schnur, wie es bei den parasitischen Copepoden, den Notodelphyiden (Giesbrecht 1882) als Regel vorkommt, gehört bei *Diopatra* zu den Ausnahmen. In solchen Fällen fand ich beide Eizellen entweder durch eine Anzahl von Nährzellen voneinander getrennt (Abb. 17, *Eiz*) oder auch dicht nebeneinander liegend. Sie waren dabei von etwa gleicher Größe. Ob sie aber beide zur Reife kommen, oder ob eine wieder rückgebildet wird, kann ich nicht entscheiden.

Von den vielen im Ovar angelegten Oocyten gelangt also nur ein sehr geringer Bruchteil, weniger als 2 Prozent, zu seiner ursprünglichen

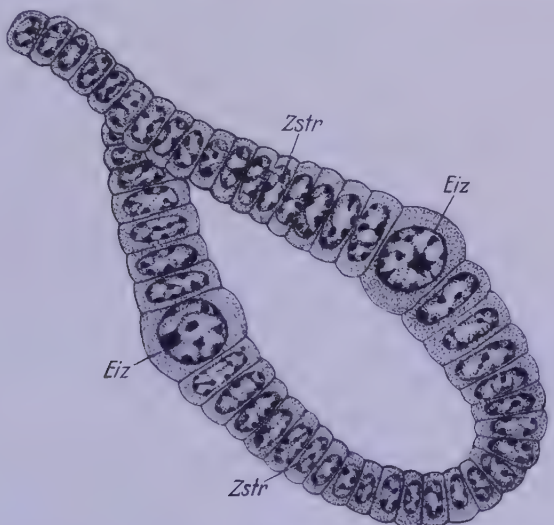

Abb. 17. Zwei Eizellen in einer Eischnur von *Diopatra amboinensis*. *Eiz* Eizelle, *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Oc. 4, Immersion 1/12. Vergr. 1350×.

Bestimmung als Keimzellen. Alle übrigen Oocyten sinken zur Bedeutung von Nährzellen herab, was später ausführlich nachgewiesen werden wird. Es erhebt sich demnach ohne weiteres die Frage, ob von vornherein ganz bestimmte Oocyten dazu prädestiniert sind, Eizellen zu werden, oder ob ihr Schicksal von Außenfaktoren, also mehr zufällig, bedingt ist.

Für die Polychäten ist die Frage der Determination der Eizelle noch sehr wenig geklärt, obwohl bei ihnen eine Differenzierung in Ei- und Nährzellen weit verbreitet ist. Braem (1894) gibt bei *Ophryotrocha* auf dem Oocytenstadium Unterschiede in der Struktur der Keimzellen an, je nachdem, ob sie zu Ei- oder Nährzellen werden. Er nimmt dabei äußere Faktoren als Ursache dieser Differenzierung an. Von den in-

differenten Zellen sollen diejenigen zu Nährzellen werden, die am frühesten aus dem Verbande der übrigen Ovarialzellen heraus und an die Oberfläche treten. Sie werden direkt von der Leibeshöhlenflüssigkeit umspült, welche den tiefer gelegenen, späteren Eizellen nur durch ihre Vermittlung zugeführt wird.

Auf die Frage nach der Determination der Eizelle gehen Eulenstein (1914) bei *Onuphis* und Dons (1909) bei *Tomopteris* näher ein. Bereits im Ovar von *Tomopteris* ordnen sich je acht Oocyten zu einer Gruppe an, die zunächst alle gleichmäßig wachsen. Gemeinsam lösen sie sich aus dem Ovar. Sieben Zellen erleiden einen Entwicklungsstillstand, während die achte weiterwächst. Die eigentliche Ursache für die Determinierung einer Oocyte zur Eizelle bleibt Dons unklar. Als Nebenursache aber faßt er die gegenseitige Lage der Oocyten im Ovar auf. Oft ist nämlich die Eizelle, welche ihre Geschwisterzellen im Wachstum hinter sich zurückläßt, im Keimlager oberflächlich gelegen. Ihre günstige Lage mag ihre rasche Entwicklung in solchen Fällen bedingen, da diese Oocyte von Cölomflüssigkeit direkt umspült wird und daher einen relativ reicheren Nahrungszustrom erfährt als ihre Geschwisterzellen. Die gleiche Ansicht wie Dons vertritt Eulenstein für die Onuphiden. Chun (1888) dagegen, welcher seine Studien auch an *Tomopteris* machte, ist der Meinung, daß die Lagerung für die spätere Ausbildung zur Eizelle nicht maßgebend ist, bald liege nämlich die künftige Eizelle randständig, bald werde sie allseitig von Zellen umgeben.

Auffällig ist es in den eben genannten Fällen, daß einerseits infolge reichlichen Zustroms von Cölomflüssigkeit Nährzellen entstehen (*Ophryotrocha*), anderseits aber Eizellen (*Tomopteris*) sich herausdifferenzieren. Jedenfalls geht daraus hervor, daß die Lage im Ovar keine alleinige Rolle bei der Determination der Eizellen spielt.

Diese Ansicht vertrete ich auch für die vier untersuchten *Diopatra*-Arten. Denn oft liegen die Zellstränge, deren Mitte die Eizelle einnimmt, in einer Reihe der peritonealen Bekleidung des Ovars an, und stehen darum alle Zellen der Schnur unter den gleichen günstigen Ernährungsbedingungen. In anderen Fällen wieder tritt die Differenzierung zur Eizelle ein, wenn der Zellkomplex im Innern des Ovars, wo also die ernährende Rolle der Leibeshöhlenflüssigkeit nicht sehr groß sein kann, gelagert ist.

Dieser Befund zeigt Übereinstimmung mit den Angaben Paulckes (1901) über die Differenzierung der Eizellen bei *Apis*. Auch dort ist ein bestimmter Platz in der Eiröhre für die Entstehung der Eizellen jedenfalls nicht ausschlaggebend, denn sie liegen anfangs sowohl in der Mitte als auch am Rande der Eiröhre.

Anderseits weist die centrale Lage der Eizelle bei *Diopatra* innerhalb der Nährstränge darauf hin, daß nicht Zufall ihr Schicksal bestimmt. Es gilt also auch hier wieder das Problem: Wie gelangt die Eizelle vor ihren Geschwisterzellen allein dazu, das überall im Ovar reichlich strömende Nährmaterial an sich zu ziehen und zu dotterbildender Tätigkeit zu verwenden?

Diese Fähigkeit ist, nach Ansicht von Lubosch (1914), wohl einer exakten Erkenntnis nicht zugänglich: »Warum eine Eizelle stärker wächst als die andere, warum aus einer Gruppe von Zellen gerade diese eine zur Eizelle wird, die andere nicht, das wissen wir nicht. Wir wissen nicht, wie es zugeht, daß die Nährflüssigkeit von allen Zellen gerade nur in diesen Eizellen gespeichert wird. Aber ein genaues Studium der Differenzierung von Ei- und Nährzellen wird wohl manche Besonderheiten im Bau der jungen Oocyten aufdecken können, die — wenn auch nicht Ursachen — so doch Anzeichen dieser besonderen Qualität der Eizellen sind.«

II. Bedeutung und Schicksal der Eischnüre.

Bei vielen Tieren sind den wachsenden Eiern mehr oder weniger Zellen zugesellt, welche sich in der Regel als Nährzellen erwiesen haben. Bei den Archianneliden ist die Tendenz realisiert, Geschwisterzellen zum Aufbau weniger Eizellen zu verbrauchen: »Es entwickeln sich hier bei weitem nicht alle Eier, sondern aus der großen Anzahl der Eianlagen nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl. Die Mehrzahl der Eier dient zur Ernährung der wenigen, die sich weiter entwickeln« (Schimkewitsch 1895). Ähnliche Verhältnisse herrschen bei *Aricia*. Schaxel (1913) konnte zwar keine, in bestimmter Zahl und Anordnung jeder Oocyte als Nährzellen beigegebene, abortive Eizellen beobachten, stellte jedoch fest, daß von den gruppenweise zu acht beisammenliegenden Oocyten nicht alle zur völligen Entwicklung gelangten. Die in der Wachstumsphase ihren Geschwistern voraneilenden Zellen schienen die zurückgebliebenen zu resorbieren.

Auf sehr primitiver Stufe stehen die Nährzelleinrichtungen der Enchytraen (Vejdowsky) nach Lubosch (1914). Die »Cytoide« kriechen aktiv ins Ei hinein, nachdem sie in ihrem Innern kleine Fetttröpfchen ausgeschieden haben. Eine Zeitlang ernähren sie sich von der Eisubstanz, werden dann aber resorbiert, und aus ihrem Körper entstehen Dotterkörnchen. Da sie eine ernährende Rolle spielen und Voraussetzung für die Entwicklung der Oocyten sind, ist es angängig, daß Vejdowsky sie als Nährzellen ansieht. Eine ebensolche Bedeutung

für die wachsenden Geschlechtsprodukte sollen die freien Cölomzellen von *Lopadorhynchus* (Meyer 1900/1901) haben. Sie sind mit körnigen oder öltropfenartigen Einschlüssen erfüllt und treten in der Leibeshöhlenflüssigkeit gleichzeitig mit dem Erscheinen der Keimprodukte in überaus reichlicher Menge auf. Offenbar führen sie den Geschlechtsprodukten die zu ihrer Reifung notwendigen Nährstoffe zu. Wenn alle im Körper vorhandenen Eier oder Spermatozoen ihre endgültige Ausbildung erreicht haben, sind die freien Cölomzellen verschwunden, indem sie sich völlig aufgelöst haben.

Von diesen primitiven Verhältnissen einer Versorgung der wachsenden Oocyten mit Nährzellen an, gibt es bei den Polychäten alle Stufen der Ausbildung von Nähreinrichtungen des Eies. Angefangen von der einen Nährzelle am Ei von *Ophryotrocha* (Braem 1894), Korschelt 1894), führt der Weg der nutrimentären Eibildung über *Myzostoma* (Wheeler 1897) mit zwei Nährzellen bis zu den zahlreichen, regelmäßig angeordneten abortiven Eizellen von *Tomopteris* (Chun 1888, Vejdowsky 1878), *Bonellia* (Vejdowsky 1878, Spengel 1879), Onuphiden (Eulenstein 1914) und *Chaetogaster* (Dehorne 1923). Bei einigen dieser genannten Formen hat sich eine ganz konstante Zahl von Nährzellen der definitiven Eizelle zugesellt. Bei *Tomopteris* stellte Chun (1888) sieben fest. Dem Ei von *Chaetogaster* (Dehorne 1923) sind stets 31 zugeordnet.

Wie bereits aus dem Vorhergehenden ersichtlich, ist die Zahl der Nährzellen in jeder Schnur von *Diopatra* dagegen nicht konstant, sondern zeigt Schwankungen um die Zahl 32 herum.

Obwohl Andrews (1891) über die Zellstränge von *Diopatra cuprea* in vielem sehr richtige Angaben macht, hat er das Schicksal der typischen Schnüre doch völlig verkannt: »The most noticeable feature in the formation of the reproductive cells in these Annelids lies in the fact that the ova in the female are accompanied during a considerable part of their growth, while free in the body-cavity liquid, by a collection of ovarian cells, cell-strings, having no apparent function, though at first identical with the ovum itself ... The fate of the cell-strings could not be determined, but some observations indicate that they gradually disintegrate and fall off ... The egg finally gets rid of these intact appendages altogether and completes its growth as a simple, spherical cell.« Wenn die Zellstränge nach seiner Ansicht überhaupt eine Funktion haben, so sieht er sie als mechanische Unterstützungen der Eizelle an.

Richtig ist es nach meinen eigenen Beobachtungen an den vier von mir untersuchten *Diopatra*-Arten, daß das Ei während seiner Wachs-

tumsphase in der Leibeshöhle lange Zeit von Zellen begleitet wird, die anfangs mit der Eizelle identisch sind. Unrichtig aber ist die Behauptung von ANDREWS, daß das Ei »finally gets rid of these intact appendages altogether«. Es ist leicht verständlich, daß er zu dieser Annahme gelangte, da er die ältesten Eier, wie es tatsächlich der Fall ist, allein in der Leibeshöhle fand. Auch ich neigte anfangs zu dieser Meinung, da der Zusammenhang zwischen älteren Ei- und Schnurzellen ziemlich locker wird. Ein leichter Druck auf das Deckglas genügt bei Totalpräparaten, um an den Eizellen die Stränge abzutrennen.

Dieselbe Beobachtung machte EULENSTEIN (1914) bei Onuphiden, welcher über das definitive Schicksal der Nährzellen folgende Angaben macht: »Hat das Ei seine endgültige Größe erreicht, so daß es der Nährzellen nicht mehr bedarf, so treten an diesen Degenerationserscheinungen auf, wobei der Kern seine regelmäßige Gestalt verliert und sich allmählich aufzulösen scheint. Gleichzeitig schwindet der Zusammenhang zwischen Begleitzellen und Ei, der schon längere Zeit sehr lose war, ganz. Der Haufen wird dann wahrscheinlich von der Cölomflüssigkeit resorbiert. Die Degeneration muß sehr schnell vor sich gehen, denn an Objekten, die sehr viel reife Eier ohne Nährzellen, daneben aber noch jüngere Entwicklungsphasen enthielten, waren nie abgestoßene Haufen zu finden.«

Jüngere Eizellen bei *Diopatra* sind, wie erwähnt, stets mit zwei langen Zellschnüren versehen, die den ältesten Eiern fehlen. Abgestoßene Nährstränge fand ich nur sehr selten in der Leibeshöhle und in den Nephridien. Daß aber eine Resorption derselben durch die Cölomflüssigkeit derartig schnell vor sich gehen sollte, wie es EULENSTEIN bei den Onuphiden annimmt, hielt ich für unwahrscheinlich. Es müßten sich dann immerhin Reste von Nährzellen nachweisen lassen, was BERGMANN (1903) bei Onuphiden allerdings gefunden hat.

In der Tat erwiesen sich meine Zweifel bei *Diopatra* als berechtigt. Es gelang mir nämlich festzustellen, daß die Zellstränge quantitativ als Nährmaterial der Eizelle verbraucht werden.

ANDREWS (1891) hatte diese Möglichkeit theoretisch abgelehnt: »In this case there seems no ground for assuming that the ova derive nourishment directly from the ovarian cells, or at least from the separated ones of the cell-strings; the early presence of a firm egg-membrane precluding any ingestion of entire cells, while the radial pores in the membrane, even if they are present at an early stage, are too small to take in yolk-bodies as solids, much less entire cells. Of course it cannot be denied that pseudopodia-like processes, or continuity of protoplasm, may exist

between ovum and cell-strings, but the small area of the ovum occupied by the attachment of these strings would seem to be insufficient to account for the large increase of bulk taking place in the ovum.«

Demgegenüber habe ich festgestellt, daß zwischen den wachsenden Eizellen und den beiden, ihnen anliegenden Nährzellen zeitweise plasmatische Verbindungen bestehen. Die Eihülle ist an diesen Stellen unterbrochen. Die Plasmabrücke zeigt in seltenen Fällen deutoplasmatische Einschlüsse, wie denn überhaupt in den Nährzellen Dotter nur selten, und auch dann nur in verschwindender Menge, gebildet wird. Der Über-

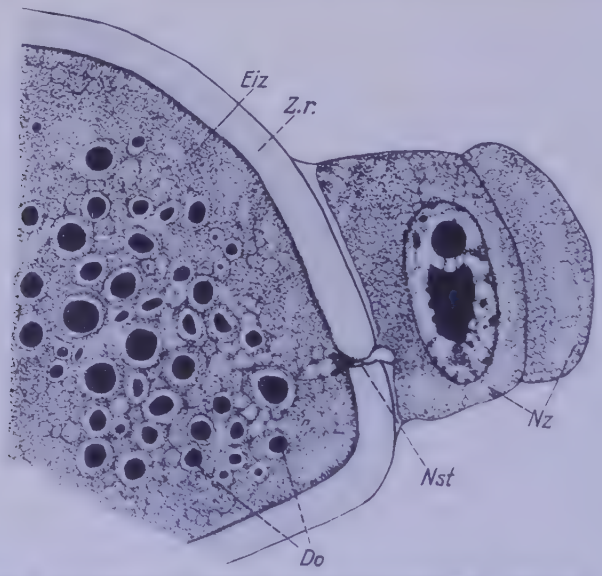

Abb. 18. Älteres Ei und ansitzende Nährzellen mit deutlich sichtbarem Nährstrom. *Do* Dotter, *Eiz* Eizelle, *Nst* Nährstrom, *Nz* Nährzelle, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Komp.-Oc. 8, Immersion 1/12. Vergr. 1450×.

tritt von Nährmaterial in die Eizelle scheint demnach in flüssiger Form zu erfolgen, um erst in der Eizelle zu Dotter geformt zu werden. Zunächst ist der Nährstrom relativ schwach, wie es aus der Kleinheit der Nähröffnung hervorgeht (Abb. 18, *Nst*). Aber anscheinend muß der Bedarf der Eizelle plötzlich derart steigen, daß die ganze Nachbarzelle (Abb. 19, *Nz*), und zuweilen sogar mehrere gleichzeitig, in reihenförmiger Anordnung in das Ei hineingezogen werden (Abb. 20, *Nzk*). Die Eihülle erweist sich dabei als ungeheuer dehnungsfähig. Wenn die Nährzelle in die Eizelle eingedrungen ist, schließt sich die stark erweiterte Öffnung wieder (Abb. 21, *Z r*). So werden allmählich beide Zellstränge völlig von der Eizelle aufgenommen. Daß dieser Vorgang bisher noch nicht

beobachtet worden ist, liegt wohl mit daran, daß die Resorption ungeheuer schnell vor sich gehen muß. In relativ seltenen Fällen fand ich derartig eindeutige Bilder, wie sie Abb. 19 darstellt.

Fast denselben Vorgang, mit gleich schnellem Ablauf bei der Resorption der Nährzellen, beschreibt PAULCKE (1901) bei *Apis*. Hier stehen

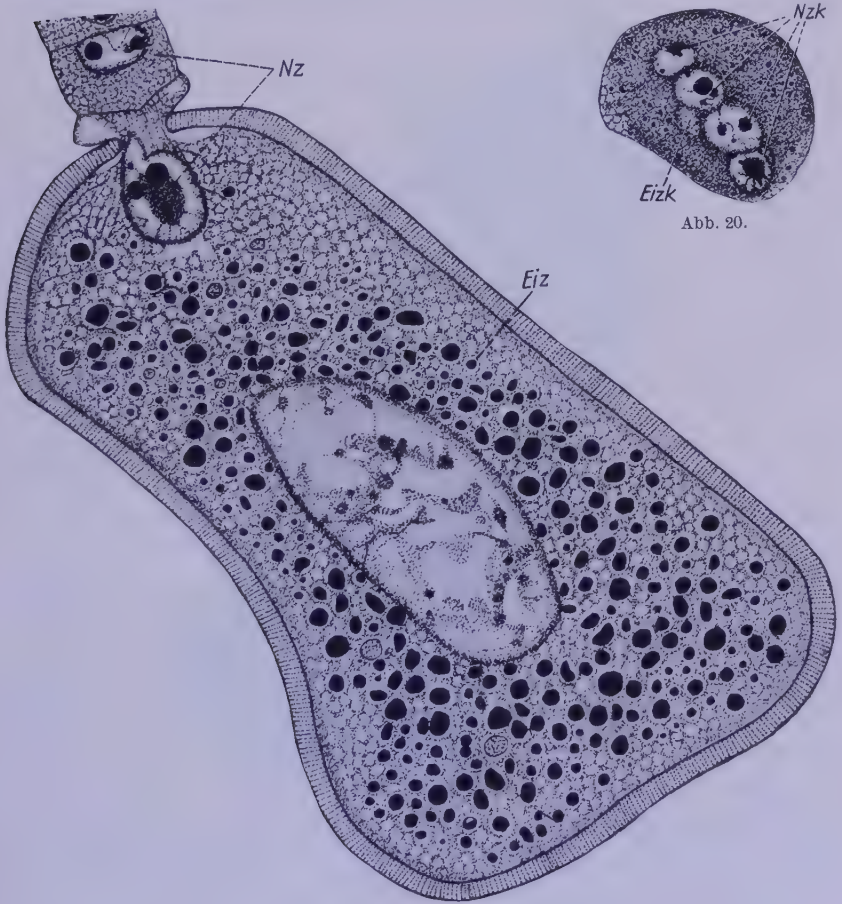

Abb. 19.

Abb. 20.

Abb. 19. Aufnahme einer ganzen Nährzelle durch das Ei von *Diopatra amboinensis*. *Eiz* Eizelle, *Nz* Nährzelle. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Oc. 3, Immersion 1/12. Vergr. 960×.

Abb. 20. Junges Ei mit vier aufgenommenen Nährzellen. *Eizk* Eizellkern, *Nzk* Nährzellkern. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Oc. 3, Immersion 1/12. Vergr. 960×.

die Eizellen mit den anliegenden Nährzellen auch zeitweise durch einen Protoplasmafortsatz in innigster Verbindung, wodurch das Einströmen des Nährmaterials ermöglicht wird: »Mit der Größenzunahme der Eizelle ist bei *Apis* keine allmähliche Verkleinerung und Verödung der Nähr-

kammer verbunden, sondern diese nimmt fast bis zuletzt an Größe zu. Plötzlich sind die Nährkammern verschwunden. Der ganze Inhalt derselben wird nämlich, kurz bevor die Eier aus den Tuben in den Eileiter treten, plötzlich durch die vom Eifortsatz in der Follikelepithelhülle offen gehaltene Pforte in die Eikammer entleert. Wir finden noch deut-

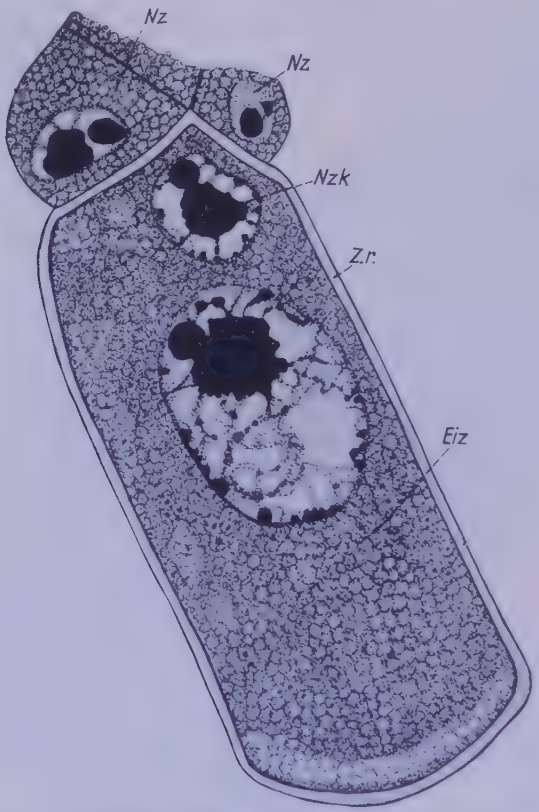

Abb. 21. Junges Ei mit aufgenommener Nährzelle. Die Durchtrittsstelle in der Zona radiata ist nicht mehr sichtbar. *Eiz* Eizelle, *Nz* Nährzelle, *Nzk* Nährzellkern, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin. Leitz, Oc. 4, Immersion 1/12. Vergr. 1350×.

lich erkennbar die geformten Elemente der Nährzellen in der Eizelle. Da diese Nährzellreste bald verschwinden und schließlich das Ei von Dottermaterial erfüllt wird, liegt die Erklärung nahe, daß sämtliche Nährzellreste zu Dottermaterial werden. Mit dem Eindringen der Nährzellen, die schon kurz vorher Degenerationserscheinungen zeigten (Schwinden der Zellkonturen), ist der Fortsatz, den das werdende Ei in die Nährkammer gestreckt hatte, zurückgedrängt worden. Die alte Öffnung wird völlig verschlossen« (Paulcke).

Mit geringen Abweichungen könnte diese Beschreibung auf die Verhältnisse bei *Diopatra* passen. Die Zellstränge nehmen hier auch bis zuletzt an Größe zu und stehen damit im Gegensatz zu den Nährzellen mancher Polychäten, die nur eine relativ kurze Zeit wachsen, dann aber, bei weiterer Eientwicklung, an Umfang abnehmen. So ist es bei *Onuphis* (Bergmann 1903), wo die Nährzellen schließlich, wenn das Ei ihrer nicht mehr bedarf, abgestoßen werden.

Wie gesagt, nehmen die Nährzellen bei *Diopatra* noch lange während des Eiwachstums an Volumen zu. Dabei liefert ihnen die Cölomflüssigkeit wohl die nötigen Nährsubstanzen, welche zuerst zum eigenen Wachstum verbraucht werden und dann von ihnen in assimilierter Form der Eizelle als Nährmaterial zugeführt werden. Morphologisch weisen die Nährzellkerne wenig Unterschiede zu den Eikernen auf. Sie zeigen nicht die Merkmale von typisch secernierenden Zellen, wie es etwa in eklatanter Weise bei *Ophryotrocha* (Korschelt 1894, Braem 1894) der Fall ist, oder für die Nährzellen von *Apis* (Paulcke 1901) angegeben ist. Nach Korschelt sind die Nährzellkerne von *Ophryotrocha* verhältnismäßig groß, chromatinreich und unregelmäßig geformt, Paulcke schildert die Kerne der Nährzellen während ihrer secernierenden Tätigkeit als stark verzweigt.

Bei den vier *Diopatra*-Arten habe ich während des ganzen Eiwachstums keine nennenswerten strukturellen Differenzen zwischen den Kernen von Ei- und Nährzellen feststellen können. Beide Zellarten haben runde, hell tingierte Kerne. Kompakte Nucleolen sind je in Ein- bis Zweizahl vorhanden, durchlaufen aber bei den Eizellen viele Wandlungen, während sie sich bei den Nährzellen wenig verändern. Das Chromatin ist in den wachsenden Zellkernen feinkörnig verteilt. Das Plasma von Ei- und Nährzellen läßt sich anfangs durch seine Struktur auch nicht unterscheiden, sondern erst bei beginnender Dotterbildung.

Da ich nun, wie ausgeführt, die Bedeutung der Zellstränge als Nährzellen einwandfrei festgestellt habe, aber keine großen morphologischen Differenzen zwischen Ei- und Nährzellkernen beobachten konnte, die auf besonders lebhafte Aktivität der Nährzellen und Passivität der Eizellen schließen lassen, möchte ich *Diopatra* zu dem von Jörgensen (1913) so benannten Typ des »gemischten Eiwachstums« rechnen, wozu er *Tomopteris* zählt.

Jörgensen, welcher sich eingehend mit dem Problem der Ei- und Nährzellen beschäftigt hat, stellte nämlich die Behauptung auf, daß zu jedem Eiwachstum eine bestimmte Menge Chromatin erforderlich ist, die in Fällen von nutrimentärer Eibildung nicht nur im Eikern, sondern

auch in dem Nähr- und Follikelzellkern vorhanden ist. Demnach ist die Größe des Eikernes abhängig von der Ausbildung der Ernährungsvorrichtungen des Eies. Eier mit gut ausgebildeten Nähreinrichtungen besitzen während ihres Wachstums in den meisten Fällen kleine Kerne. Ihre Arbeit ist ihnen ja zum großen Teil von den Nährzellen abgenommen worden. Die Kerne der Nährzellen sind in Fällen, in denen sie intensive Arbeit für die Eizelle leisten, groß und chromatinreich (*Ophryotrocha*, *Apis*, *Pisciola*). Demnach muß bei der Ausbildung der Ei- und Nährzellen eine Differenzierung der ursprünglich einheitlich gebauten jungen Oocyten nach zweierlei Richtung stattgefunden haben: 1. die definitive Eizelle behält ihren kleinen Kern mit seinen Erbeinheiten, 2. die Nährzellen bilden zwecks besserer Ernährung der Eizelle enorme Kerne mit riesiger Oberflächenvergrößerung aus. Solche Fälle aber stellen ein Extrem dar. Meist geschieht das Eiwachstum sowohl unter Einfluß des eigenen, stark heranwachsenden Kerns, als auch auf Kosten der Nährzellen. Dann sind die strukturellen Differenzen zwischen Ei- und Nährzellen wenig ausgeprägt, wie es bei den Typen des »gemischten Eiwachstums« der Fall ist.

Ein Unterschied bei der völligen Resorption der Nährzellen besteht zwischen *Apis* und *Diopatra* im zeitlichen Ablauf. Während sie bei *Apis* alle erst im letzten Augenblick in die Eizelle hineingezogen werden, geschieht das bei *Diopatra* über einen größeren Zeitraum verteilt. Bereits sehr junge Oocyten, die vor kurzem erst das Ovar verlassen haben, resorbieren einzelne Geschwisterzellen (Abb. 20, *Nzk*). Die Resorption der Nährzellen geschieht auf jungen Stadien ganz besonders schnell. Je größer die Eizelle aber wird, desto langsamer werden die aufgenommenen Zellen assimiliert. In älteren Eizellen befanden sich häufig mehrere Nährzellen in allen Stadien der Auflösung (Abb. 22, *Nzk*). Die Kerne bleiben zunächst noch völlig intakt (Nzk_1). Allmählich quellen sie und ihr Chromatin zeigt körnige Beschaffenheit (Nzk_2). Im weiteren Verlauf wird die Membran der Nährzellkerne aufgelöst, und sie fallen einer völligen Resorption anheim. Aus der Tatsache, daß ältere Oocyten, welche in der Dotterbildung bereits weit vorgeschritten sind, häufiger Nährzellreste einschließen als jüngere, folgere ich, daß mit fortschreitendem Alter die Resorptionsgeschwindigkeit der Eizelle verlangsamt wird. Die ältesten Eier enthielten nie mehr Reste von Nährzellen.

Die in die Eizelle eingewanderten Nährzellen dürfen im allgemeinen nicht ohne weiteres als Dotterbildungsmaterial aufgefaßt werden. Schneider (1914) weist das für den Polychäten *Pionosyllis* nach. Die Eizelle wird hier von einem Follikelepithel aus Geschwisterelementen

umgeben, welche, nachdem das Ei seine Dotterbildung beendet hat, körnig zerfallen. Die Körnchen wandern in das Eiinnere ein und werden bei der Furchung ungleichmäßig auf die einzelnen Blastomeren verteilt, um schließlich im Embryo spurlos zu verschwinden. Eine Beziehung zur Dotterbildung lehnt SCHNEIDER deshalb mit Recht ab, da die Körnchen ja erst nach derselben einwandern. Aber er hält es für möglich, daß sie von irgendwelchem Einfluß auf die Aufarbeitung des vorhandenen riesigen Dottervorrates sind und somit nur mittelbar nutritive Bedeutung — vielleicht fermentativer Art — haben.

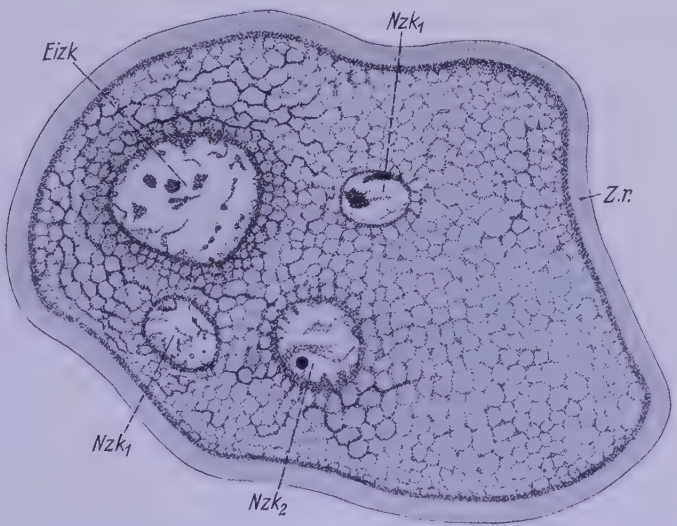

Abb. 22. Ei mit mehreren aufgenommenen Nährzellen, welche sich in verschiedenen Stadien der Auflösung befinden. *Eizk* Eizellkern, *Nzk* Nährzellkern, *Zr* Zona radiata. Susa, Safranin. LEITZ, Oc. 3, Immersion 1/12. Vergr. 960×. Verkleinert auf 2/3.

Daß aber bei *Diopatra* die Nährzellen zum Aufbau von Dotter in der Eizelle verbraucht werden, scheint deshalb einwandfrei festzustehen, da die Dotterbildung hier erst beendet wird, wenn die beiden Nährschnüre vom Ei resorbiert sind.

Eine Rolle in der Keimbahn scheinen irgendwelche Nährzellreste im Ei von *Diopatra* nicht zu spielen, obwohl es sonst häufig Beziehungen zwischen Nährzelleinrichtungen und Keimbahn gibt (BUCHNER 1910). In Fällen, in welchen Zellverschmelzungen während der Oogenese vorkommen, ist nämlich oft eine Keimbahn beschrieben, wo solche Verschmelzungen aber fehlten, noch nicht nachgewiesen worden.

Ich fand zwar in ausgebildeten Eiern, denen keine Zellstränge mehr

ansaßen, zuweilen kleine Ansammlungen von feinsten Granula an der Peripherie des Eies. Aber mir liegt der Gedanke näher, daß es sich dabei um Reste von noch nicht völlig resorbierten Nährzellen handelt.

F. Morphogenese der Eizelle.

I. Dotterbildung.

Das Problem der Dotterbildung ist, trotzdem die verschiedensten Tiergruppen daraufhin untersucht worden sind, noch sehr wenig geklärt. Es gilt noch immer das Wort Wilsons (1925): »In spite of numerous researches on the yolk-formation ... the subject still remains in so confused a state, that all statements in regard to it must be made with considerable reserve. Even in the recent literature we find the origin of the yolk-spherules ascribed to chondriosomes, to Golgi-bodies, to chromidia, extruded nucleoli or nucleolar fragments, while some observers consider that the yolk arises de novo in the cytoplasmic substance without discoverable relation to other formed elements.«

Wenn auch unsere Unkenntnis auf diesem Gebiet teilweise darauf zurückzuführen ist, daß die Dotterbildung bei den verschiedenen Tiergruppen nicht nach einem Schema abläuft, sondern in großer Variationsbreite, so ist das doch nur eine Nebenursache. Den tieferen Grund dafür formuliert Lubosch (1914): »Es ist ein vitaler Vorgang, über den wir noch nicht sehr unterrichtet sind. Man sieht wohl Stoffe in das Ei eintreten, sich dort verteilen, und plötzlich die Dottermassen erscheinen. Das ‚Wie' des Bildungsprozesses kennt man nicht.«

Die Fähigkeit, Dotter zu bilden, ist nicht auf die Eizelle allein beschränkt, sondern liegt auch in vielen Nährzellen, zumindest in solchen, die abortive Eizellen darstellen. Meist aber gelangt sie in den Nährzellen nicht zur Realisation.

In verschiedenen herangewachsenen Nährzellen der vier *Diopatra*-Arten fand ich vereinzelte Dotterkugeln im Plasma verteilt. Allem Anschein nach werden sie aber wieder resorbiert, und die Dotterbildung bleibt in ihren ersten Anfängen stecken.

Im allgemeinen aber gehört es zu den besonderen Fähigkeiten der Eizelle, Reservematerial in mehr oder weniger großen Mengen zu bilden und zu speichern. Das dazu notwendige Substrat wird ihr dabei von außen zugeführt, bei Polychäten teilweise aus der Leibeshöhlenflüssigkeit oder aus den ihr beigeordneten Nährzellen.

Wie wir bereits oben gesehen haben, sind die Zellen aus den Schnüren von *Diopatra* zur Bedeutung von Nährzellen herabgesunken. Diese liefern das Material, welches von der Eizelle zum Wachstum und zur

Dotterbildung verbraucht wird. Der Übertritt der Nährsubstanz erfolgt, wie es meist in ähnlichen Fällen beschrieben ist, in flüssiger Form durch die bereits geschilderten Öffnungen in der Zona radiata, in ganz vereinzelten Fällen traten geformte Dotterkugeln über.

Weyer (1928) beobachtete bei Arbeiterinnen von *Formica rufa* auf dem Verbindungszapfen zwischen Ei- und Nährfach eine kontinuierliche Straße von kleinen Fetttropfen, läßt aber dabei die Frage offen, ob hier tatsächlich ein direkter Übertritt von vorgebildeten Fetttropfen aus dem Nährfach in das Ei stattfindet.

Nach Paulcke (1901) gelangt aus den Nährzellen von *Apis* eine feinkörnige Nährsubstanz in die Eizelle, wo sie weitere Umwandlungen erfährt.

Die von außen in die Eizelle gelangten Substanzen werden im Ooplasma umgebaut. Dabei ist man sich im klaren, daß der Kern eine wesentliche aktive Rolle bei der Dotterbildung spielt. In seltenen Fällen ist seine Beteiligung allerdings auch morphologisch derart deutlich zu erkennen, wie bei den Eiern von *Dytiscus marginalis* (Korschelt 1902), wo das Keimbläschen den Nährzellen amöboide Fortsätze entgegenstreckt, oder bei *Apis* (Paulcke 1901), wo der Eikern bei beginnender Nahrungsübermittlung der Nährkammer entgegenrückt und schließlich in die Nähe der Nähröffnung tritt.

Der Kern von Eizellen der *Diopatra*-Arten zeigt während der Dotterbildung keinerlei Veränderungen in seiner Form. Doch erkennt man indirekt seine Rolle bei der Dotterbildung, indem die ersten Dotterkugeln (Eiweißdotter, albuminöser Dotter) in seiner Nähe, peripher um ihn gelagert, entstehen. Dabei treten sie in besonders großer Menge an der den Nährzellen zugewandten Seite auf, was leicht zu erklären ist, da die eintretende Nährsubstanz ihnen ja das Substrat liefert. Allmählich breitet sich der Dotter — im wesentlichen konzentrisch zum Kern — über die ganze Eizelle aus, wobei nur eine schmale, um das Ei ziehende Randzone oder corticale Schicht frei von Eiweißdotter bleibt. Dabei muß ich auf besondere Gebilde in den Rieseneiern von *Diopatra nova species* hinweisen (Abb. 23). Während der Dotterbildung liegen sie zahlreich im ganzen Ei verteilt. Nach ihrer kernartigen Struktur zu schließen, die aber, wie aus Abb. 23 ersichtlich, nicht einheitlich ist, kann es sich dabei nur um Dotterkerne handeln. Die jüngsten Stadien (Abb. 23a) erscheinen als helle Bläschen mit dunkel gefärbten Kugeln darin. Ob diese Kugeln bereits Dotter repräsentieren, war nicht mit Sicherheit zu sagen. Dagegen enthalten die älteren, schalenförmigen Dotterkerne in ihrem Innern einwandfreien Eiweißdotter (Abb. 23b).

Die Herkunft dieser Dotterkerne war nicht festzustellen, doch schließe ich aus ihrer frühesten Lage in der Nähe des Eizellkerns, daß sie diesem ihren Ursprung verdanken. Bei den Rieseneiern von *Diopatra nova species* würde der normale Wirkungsbezirk des Kernes nicht ausreichen, um die großen, erforderlichen Dottermengen zu aktivieren. Daher werden viele kleinere Dotterbildungscentren in den geschilderten Dotterkernen geschaffen.

Der Fettdotter, welcher gleichzeitig mit dem Eiweißdotter im Ei gebildet wird, entsteht unter der Eioberfläche und findet sich besonders konzentriert in der Nähe des oberen Eipols, wo Eiweißdotter nur in geringen Mengen vorhanden ist.

Neuerdings berichtet Spek (1930), daß beim *Nereis*-Ei amöboide, mit Eiweißtropfen beladene Zellen in dasselbe eindringen und den Eiweißdotter daraus entstehen lassen.

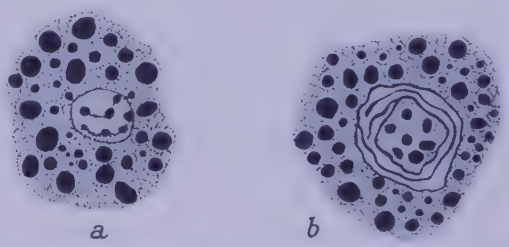

Abb. 23. Dotterkerne aus den Oocyten von *Diopatra nova species*. a) jüngeres, b) älteres Stadium. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Oc. 4, Immersion 1/12. Vergr. 1350×.

Dagegen führen Bhandari und Nath (1929) die Bildung des Eiweißdotters von *Dysdercus cingulatus* auf Nucleolarsubstanzen zurück, die aus dem Oocytenkern ins Plasma treten. »We do not have the slightest hesitation in asserting that the albuminous yolk is nothing but a nucleolar extrusion which has grown in size at the expense of the food material which is flowing from the nurse cells.«

Für die Entstehung des Fettdotters machen sie dagegen den Golgi-Apparat verantwortlich, da »even in the earliest oogonia the Golgi-vesicles contain fat inside their interior. In the course of oogenesis many vesicles grow in size and store up within their interior more and more of fat.«

Als erste Vorstufe der Eiweißdotterbildung bei den *Diopatra*-Arten ist das Auftreten von Vacuolen im Ooplasma zu deuten. Diese Erscheinung hat allgemeine Verbreitung.

Hibbard (1928) fand diese Vacuolen im Ei von *Discoglossus pictus* als Anhäufungen von wasserhaltigen Substanzen im Cytoplasma und gibt an, daß sie während des Dotteraufbaues dehydriert werden.

Solche Vacuolen treten auch vor der eigentlichen Dotterbildung im Ei von *Diopatra* auf. Dabei habe ich häufig die noch zu besprechenden Plastosomen in ihrer nächsten Nähe, oft ihnen randlich angelagert, vorgefunden. Dieses Vorkommen weist auf die Möglichkeit hin, daß die Plastosomen am Dotteraufbau beteiligt sind.

Als weitere Stufe in der Dotterbildung fasse ich diejenigen Vacuolen auf, welche in ihren Wandungen breite, dunkel tingierte Verdickungen zeigen (Abb. 24, *Wvd*). In anderen Fällen wieder lagen im Centrum der Vacuolen intensiv gefärbte Granula, welche im weiteren Verlauf wuchsen und schließlich die Vacuolen fast ausfüllten. Häufig hatte es auch den Anschein, als ob mehrere kleinere Dotterkugeln miteinander verschmol-

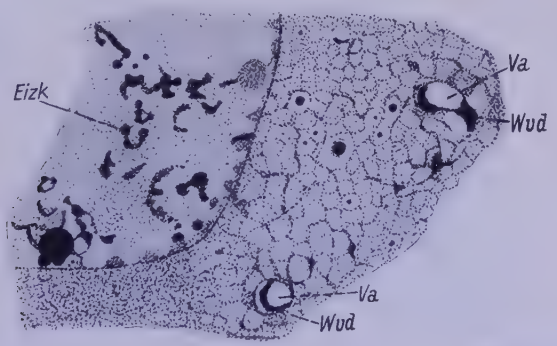

Abb. 24. Beginn der Dotterbildung. Auftreten von Vacuolen mit Wandverdickungen. *Eizk* Eizellkern, *Va* Vacuole, *Wvd* Wandverdickung. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Komp.-Ocular 12, Immersion 1/12. Vergr. 2200×.

zen. Als umgekehrten Vorgang, d. h. als Abschmelzen kleinerer Dotterkugeln von einer großen, möchte ich diese Befunde nicht auslegen, da die großen Dotterkugeln den definitiven Zustand darstellen.

Der umgekehrte Prozeß wird von Maser (1912) für *Balanoglossus* angegeben. Hier werden bei fortschreitender Dotterbildung die Kugeln immer kleiner.

Über die chemische Zusammensetzung des Eiweiß- sowie des Fettdotters herrscht noch große Unklarheit. Man weiß nur, daß die Dottersubstanzen Lipoide und Proteide enthalten. Morphologisch stellen die Dotterkugeln auch nicht immer Einheitliches dar.

Ich fand in den Eiern von *Diopatra* neben völlig kompakten Dotterkugeln solche, die stark lichtbrechend waren und eine deutliche Strukturierung zeigten, als wären sie mosaikartig zusammengesetzt.

II. Plastosomen.

Seit die Brüder Zoja die Plastosomen entdeckten, sind sie von den verschiedensten Autoren bei fast allen tierischen und vielen pflanzlichen Zellarten gefunden worden. Sie treten als »spezifische Bestandteile der Zelle« (Mewes 1904, 1914), bald in Form von Körnern, bald in Form von Fäden auf. Unsere exakten Kenntnisse von ihnen sind aber nur sehr gering. Den Stand unseres gegenwärtigen Wissens von den Plastosomen formuliert Belař (1928): »Die weite Verbreitung dieser Gebilde legt es nahe, ihnen besondere Bedeutung beizulegen. Worin sie aber besteht, darüber herrscht noch keine Einigkeit. Viele nehmen an, daß die Mitochondrien an der Bildung ergastischer Differenzierungen beteiligt sind, daß z. B. Fett, Stärke, Pigment in ihnen oder unter ihrem unmittelbaren Einfluß entsteht. Dafür spricht eine Reihe von gesicherten Tatsachen.«

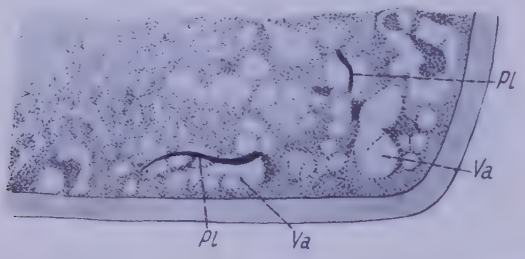

Abb. 25. Vacuolen mit angelagerten Plastosomen. *Pl* Plastosomen, *Va* Vacuole. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin, Leitz, Komp.-Ocular 12, Immersion $^1/_{12}$. Vergr. 2200×.

Ohne hypothetische Vermutungen über die Plastosomen aufstellen zu wollen, kann ich ihr Vorkommen in den Eizellen von *Diopatra* doch als gesichert hinstellen. Da mir lebendes Material nicht zur Verfügung stand, bin ich leider in meinen Beobachtungen auf fixiertes beschränkt.

In Oogonien waren nie Plastosomen zu finden. Sie treten stets erst bei jüngeren Oocyten auf, welche mit dem Wachstum beginnen. Von diesem Zeitpunkt an sind sie in der Eizelle bis zum Abschluß der Dotterbildung nachzuweisen. Als unregelmäßige, lange und dünne oder kurze und gedrungene Fäden lagen sie regellos im Ooplasma zerstreut. Dabei war es auffallend, daß sie meist am Rande einer hellen Zone lagen, die ich als Vacuole ansprechen möchte (Abb. 25, 30, *Pl*). Da als Vorstufe der Dotterbildung Vacuolen auftreten, ist es möglich, daß die Plastosomen eine Rolle bei der Bereitung dieser Reservesubstanz spielen, zumal sie bei vollendeter Dotterbildung in dieser Form nicht mehr nachweisbar sind.

Verschiedene Autoren treten für die Beteiligung der Plastosomen am Dotteraufbau ein, indem sie teils eine direkte Umwandlung in Dottersubstanz annehmen, oder ihnen eine indirekte Rolle dabei zuschreiben. Hirschler (1917) ist bei den weiblichen Geschlechtszellen der Ascidien der Ansicht, daß der Dotter direkt aus Mitochondrien entsteht, indem an verschiedenen Stellen des Plasmas die Mitochondrien zu etwas ansehnlicheren Kugeln heranwachsen. Allerdings nimmt Hirschler noch eine Beteiligung des Golgi-Apparates und von Plasmasubstanzen an der Dotterbildung an.

Hibbard (1928) dagegen lehnt eine Umwandlung von Plastosomen in Dotter bei dem Ei von *Discoglossus pictus* ab, läßt nur die Möglichkeit offen, daß sie an seiner Synthese beteiligt sind, insofern als sie ein Faktor »of the interacting cytoplasmic system« sind. Auch die Bildung des Fettes ist nach seiner Meinung in keinen Zusammenhang mit den Plastosomen zu bringen.

Fauré-Fremiet (1924/1925), welcher bei der Oocyte erster Ordnung von *Sabellaria* durchweg granulierte Mitochondrien fand, bemerkt, daß sie durch keinen unmittelbaren und augenscheinlichen Prozeß an der Deutoplasmabildung beteiligt sind, und Bhandari und Nath (1929) behaupten, daß »the mitochondria are the most inactive and insignificant inclusions of the egg (of *Dysdercus*)«.

Über den Ursprung der Plastosomen kann ich nichts Genaues aussagen. Sie treten bald in Kernnähe, bald an der Peripherie der jungen Oocyte auf. Stets sind sie lange Fäden, deren körnige Konsistenz mehr oder weniger deutlich ist. Bei fortgeschrittenem Eiwachstum liegen sie vereinzelt zwischen den Deutoplasmakugeln, um schließlich bei vollendeter Dotterbildung nicht mehr vorhanden zu sein.

Nach neuen Untersuchungen von Heberer (1930) am Ei von *Eucalanus elongatus* Dana ist für diesen Copepoden der Ursprung der Plastosomen aus dem Kern erbracht. Er stellte nämlich einen unzweifelhaften Austritt von Nucleolen aus dem Kern in das Plasma der Oogonien und Oocyten fest, indem die Kernmembran dabei intakt bleibt. Die ausgetretenen, benachbarten Nucleolen konfluieren zu Dotterkernen, wobei sich in ihnen eine Grundsubstanz und eine diese durchsetzende Granulamasse herausdifferenziert. »Diese Granula repräsentieren das Chondriom, das als Teil oder Derivat des Dotterkerns in letzter Linie aus dem Kern stammt, und zwar vom Nucleolenapparat desselben. . . . Die in den nun folgenden Stadien eintetenden Veränderungen des Dotterkerns lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: 1. Es beginnt ein mehr und mehr zunehmendes Abwandern von

Plastosomen vom Dotterkern in das Eiplasma. 2. Gleichzeitig findet ein Ersatz der Plastosomen durch Zuwanderung aus dem Kern statt ... Mit Beginn der Verteilung der Plastosomen setzt auch die Dotterbildung ein, die proportional der Auflösung des Dotterkerns und seiner Bestandteile fortschreitet. Erwachsene Eier mit voll ausgebildetem Deutoplasmabestand zeigen weder vom Dotterkern noch von den Plastosomen eine Spur. Diese Strukturen dürften im Zusammenhang mit der Dotterbildung ihre Existenz eingebüßt haben.«

Also auch hier spricht der Anschein für eine Beteiligung der Plastosomen an der Dotterbildung, wie ich es auch bei dem Ei von *Diopatra* für wahrscheinlich halte.

III. Nucleolen.

Wie im vorigen Abschnitt bereits angedeutet wurde, bestehen zwischen Kern und Zellplasma enge Wechselbeziehungen, die sich bei der Dotterbildung von *Diopatra* darin ausdrückten, daß die ersten Eiweißkugeln in Kernnähe entstanden und sich konzentrisch von hier über das ganze Ei ausbreiteten.

Theoretisch ist ein Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma allgemein angenommen, aber exakt ist er nur in wenigen Fällen erwiesen. Lubosch (1902) ist der Auffassung, daß Abspaltungsprodukte der Nucleinsäure in gelöstem Zustand aus dem Kern ins Plasma treten, um zur Dotterbildung verwendet zu werden.

Ein Austritt von geformten Bestandteilen aus dem Kern in Form von Nucleolen oder Chromatin ist selten erwiesen, wenn auch öfters wahrscheinlich gemacht worden.

Harms (1921) beobachtete, daß in Eiern aus dem Bidderschen Organ von Kröten Nucleolarsubstanz aus dem Kern ins Eiplasma übertrat. Ebenso erwies er (1921) eine Abgabe von Nucleolen ins Plasma für die Interrenalzellen von *Bombinator*, *Triton alpestris*, *Triton cristatus*, Katze und Zwergfledermaus.

Einwandfrei sind auch die Beobachtungen Eggerts (1929) über den Austritt von Nucleolarsubstanz ins Plasma beim Ei von *Salarias*. Hier sendet der Kern pseudopodienartige Vorwölbungen aus, in denen meist ein größerer Nucleolus liegt. Ein Teil dieser Vorwölbungen schnürt sich ab und wandert weiter ins Plasma. Hier wird dann zuerst die Kernmembran aufgelöst, so daß der Nucleolus nur noch von einer hellen Plasmazone, die nicht mehr scharf abgrenzbar ist, umgeben wird. Allmählich wird die Plasmazone samt den Nucleolen vom Eiplasma aufgenommen.

Erwiesen scheint auch der Nucleolenaustritt bei *Tegenaria* (Koch 1928), wo in den Oocyten ein ganz allmähliches Durchschmelzen eines Nucleolus durch die Kernmembran beobachtet wurde.

Den gleichen Vorgang beschreibt Heberer (1930) in den Oogonien und Oocyten von *Eucalanus*.

In den wachsenden Oocyten bei *Diopatra* machen die Nucleolen verschiedene Veränderungen durch. Zunächst liegen in den Ei- sowie Nährzellen zwei kompakte, abgerundete Nucleolen. Während des Eiwachstums lösen sich von ihnen kleine Brocken ab, welche schließlich nach der Kernmembran wandern und ihr von innen eng anliegen. Ähnliche Gebilde sind der Kernmembran auch von außen dicht angelagert, so daß die Annahme eines Nucleolenaustritts naheliegt. In welcher Form aber eine eventuelle Substanzabgabe erfolgt, ließ sich nicht feststellen. Die Kernmembran war jedenfalls stets intakt.

Entsprechende Bilder bringen Bhandari und Nath (1929) bei der wachsenden Eizelle von *Dysdercus*. Ohne jedoch anzugeben, wie ein Austritt von Nucleolarsubstanz erfolgt, behaupten sie ihn mit Sicherheit.

So annehmbar auch die Gedankengänge Goldschmidts (1904/1905) von der Doppelkernigkeit der Zelle (Idio- und Trophochromatin) sind, was eine Substanzabgabe des Kerns an das Plasma im Gefolge hat, so sind unsere Kenntnisse über die Art der Substanzabgabe doch noch sehr gering. Auf Grund meiner Beobachtungen am Ei von *Diopatra* kann ich nur sagen, daß eine Substanzabgabe in Form von Nucleolen sehr wahrscheinlich ist.

IV. Die Zona radiata.

Die von Ludwig getroffene Unterscheidung der Eihüllen nach ihrer Genese in primäre, sekundäre und tertiäre läßt sich theoretisch leicht durchführen. Praktisch aber bieten sich recht erhebliche Schwierigkeiten. Es ist bisher nur in wenigen Fällen gelungen, den einwandfreien Beweis zu erbringen, ob eine Eihülle als primär oder sekundär zu bezeichnen ist.

Die Beschaffenheit der Eihülle bietet kein Kriterium für ihre Unterscheidung. Die Dotterhaut kann sehr zart und durchsichtig, aber auch von beträchtlicher Stärke sein. Meist ist sie strukturlos, selten ist sie geschichtet oder von Poren in radiärer Richtung durchsetzt, wie die sogenannte Zona radiata. Aber gerade bei der Zona radiata ist die Zugehörigkeit zum primären Typ in vielen Fällen gar nicht sicher, wie denn überhaupt mit diesem Namen verschiedenartige Bildungen be-

zeichnet werden. Zur Klärung des Begriffs der Zona radiata lasse ich eine Zusammenstellung der so benannten Bildungen folgen:

Zona radiata wird genannt:

Dauernde Bildung, echte Eimembran, die sich scharf vom Ooplasma abhebt u. charakteristische Anordnung der Porenkanäle zeigt (Bergmann u. a.).	Embryonalhülle von *Taenia*.	Provisorische Eihülle am Selachierei (Balfour und Giacomine).	Keine eigentliche Membran, sondern eine corticale, fein granulierte Schicht des Eies selber (Wilson, Lillie).

Als echte Zona radiata möchte ich, ohne Rücksicht auf ihre Genese, die vielfach noch ungeklärt ist, nur die erste Gruppe bezeichnen.

Bei den untersuchten *Diopatra*-Arten handelt es sich nach meinen Befunden, wie es bereits nach den Angaben von Andrews (1891) für *Diopatra cuprea* zu vermuten war, um eine echte Zona radiata, die vom Ei selbst abgeschieden wird. Beim ausgebildeten Ei von *Diopatra amboinensis* und *Diopatra neapolitana* erreicht sie eine erhebliche Stärke, während sie bei *Diopatra nova species* relativ schmal bleibt. In ihrer ganzen Breite ist sie von feinen Radiärkanälchen durchzogen, die in der Aufsicht dasselbe Bild bieten, wie es Becher (1928) für die Hülle von Forelleneiern darstellt.

Die Kanälchennatur der Zona radiata wies der genannte Autor einwandfrei mit Hilfe von Luftfüllung und Methylenblaufärbung nach. Die Farbe füllte nämlich die Lumina, die Zwischensubstanz aber wurde nur ganz schwach tingiert.

Bereits auf sehr frühen Eistadien, wahrscheinlich schon im Ovar, beginnt die Bildung der Zona radiata von *Diopatra*. Anfangs ist sie ein sehr dünnes, schwer wahrnehmbares, völlig homogenes Häutchen, welches das Ei an allen Stellen gleichmäßig umgibt. Auch dort, wo die Nährschnüre ansitzen, ist sie von vornherein ausgebildet. Allmählich, mit weiterem Eiwachstum, nimmt sie an Stärke zu. Man bemerkt dabei eine gleichmäßige, konzentrische Schichtung. Später verschwindet diese Struktur, und dafür tritt eine radiäre Streifung auf. Während die Zona radiata bei ihrer Entstehung lückenlos angelegt wird, bilden sich nachträglich an den Stellen, wo die beiden Nährstränge ansitzen, zeitweise Öffnungen heraus, die den Nahrungsdurchtritt von den Nährzellen in die Eizelle ermöglichen, wie es bereits weiter oben ausgeführt wurde. Wie diese Öffnungen entstehen, ob als Auslösung von der Ei- oder Nährzelle aus, ließ sich nicht einwandfrei feststellen.

Wir haben es bei *Diopatra* einwandfrei mit einer echten Dotterhaut zu tun, denn nie sah ich ein Follikelepithel um die Eizelle gelagert. Derartige Fälle kommen bei Polychäten nur selten vor, wie bei *Pionosyllis pulligera* (Schneider 1914), wo das Ei von einem Follikelepithel aus Geschwisterzellen umgeben wird.

Das Hauptwachstum der Eihülle von *Diopatra* fällt in eine Zeit, wo das Ei das Ovar verlassen hat und mit seinen Nährzellen frei in der Leibeshöhle flottiert, so daß keinerlei Elemente des Keimlagers an der Hüllenbildung beteiligt sein können.

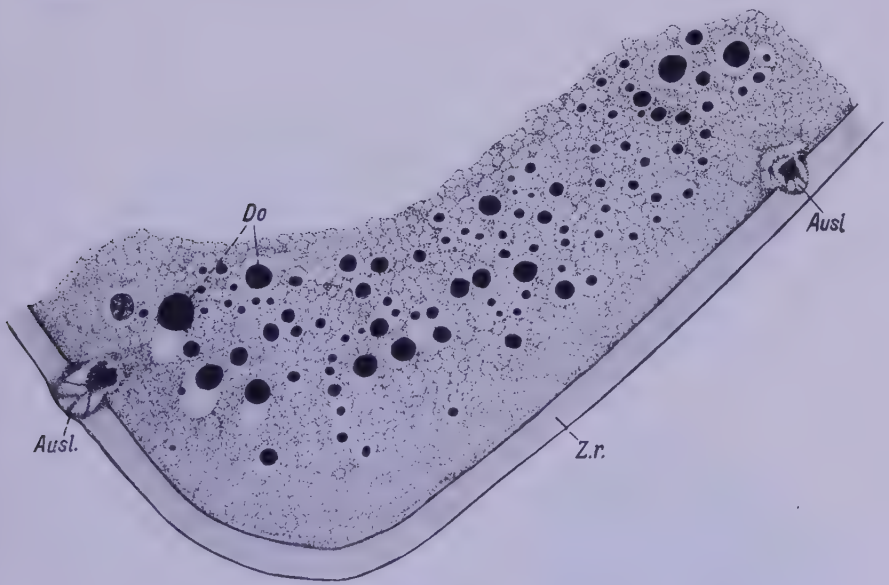

Abb. 26. Auslösungserscheinungen in der ausgebildeten Zona radiata. *Ausl* Auslösung, *Do* Dotter, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Oc. 4, Immersion 1/12. Vergr. 1350×.

Die Dotterhaut ist stets scharf gegen das Eiinnere abgesetzt. Ob sie aber durch Umwandlung des peripheren Eiplasmas entsteht oder durch Secretion, ließ sich nicht feststellen. Eine morphologisch sichtbare Beteiligung des Kerns an ihrer Bildung scheint bei dem Ei von *Diopatra* nicht vorzukommen.

Bergmann (1903) stellte einen Einfluß des Keimbläschens von *Onuphis* auf die Zona radiata morphologisch fest. Er beobachtete nämlich, daß ein dunkler gefärbter Streifen als das ihn umgebende Plasma vom Kern aus zu derjenigen Stelle hinzog, wo die Dotterhaut zuerst gebildet wurde.

Eine auffallende Bildung in der Zona radiata, deren Deutung ich jedoch offen lassen muß, sei in diesem Zusammenhang kurz erwähnt: An vielen älteren Eiern von *Diopatra amboinensis*, die bereits eine wohlausgebildete, radiär gestreifte Zona radiata besaßen, sah ich an mehreren Stellen deutliche Auslösungen in der Dotterhaut. Dieselben entstehen von der Corticalschicht her. Stets geht solch einer Auslösung eine Ansammlung von feinen Körnchen dicht unter der Zona radiata voraus. Um die dunkel tingierten Granula, die feinste Fortsätze aussenden, entsteht ein heller Hof, der vacuolenartiges Aussehen hat (Abb. 26, *Ausl*). Dieser Hof wölbt sich immer tiefer in die Dotterhaut hinein, bis er ihre Außenwand erreicht hat. Ob er sie schließlich durchbricht und dadurch eine Öffnung schafft, ließ sich nicht genau feststellen. Die Zahl dieser Auslösungen in der Zona radiata war oft erheblich.

Zur Bildung der Micropyle haben dieselben keine Beziehung. Mit der Entstehung der Zona radiata hängen sie auch nicht zusammen, da die Auslösungen erst spät auftreten, wenn die Eihülle schon fertig ausgebildet ist.

V. Die Micropyle.

Von dem Vorhandensein und der Beschaffenheit von Eihüllen hängt es ab, ob besondere Hilfseinrichtungen nötig werden, die den Spermatozoen den Weg in das Eiinnere ermöglichen. Auf eigenartige Weise geschieht das bei *Sabellaria* (Fauré-Fremiet 1924/1925). Hier legt sich der Kopf des Spermatozoons an beliebiger Stelle der Dotterhaut von außen an und drückt sie leicht ein. Fast sofort erscheint an dieser Stelle der Eioberfläche eine hyaline Plasmavorwölbung, »cône d'attraction«, die pseudopodienartig dem Spermatozoon entgegenrückt. Letzteres kann nun die Eihülle durchdringen.

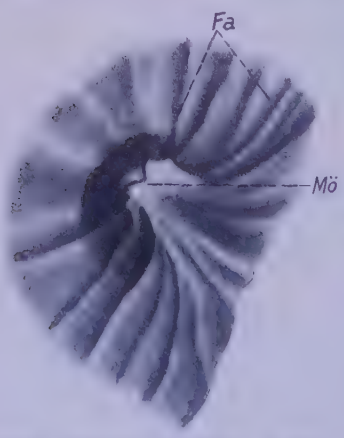

Abb. 27. Micropyle in Aufsicht. *Fa* Falten, *Mö* Micropylenöffnung. Susa. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Oc. 4, Immersion 1/12. Vergr. 1350×.

Bei *Diopatra amboinensis*, wo, wie wir gesehen haben, eine feste und breite Zona radiata ausgebildet ist, tritt eine Micropyle als prädestinierte Eintrittsstelle für das Spermatozoon in das Ei auf. Ich fand sie, in der Regel in Einzahl, an älteren Eiern, bei denen bereits eine definitive Lagerung des Dotters einge-

treten war. Auffallend ist es dabei, daß die Micropylen meist an bestimmter Stelle des Eies liegen, nämlich auf der Grenze zwischen grobscholligem und feinkörnigem Dotter. Kleinere Schwankungen in der Lage kommen jedoch vor. Selten liegen an einem Ei zwei Micropylen nebeneinander.

In ausgebildetem Zustande erscheint die Micropyle als tiefe Einsenkung in die Zona radiata hinein. Von der Öffnung verlaufen starke Falten nach allen Richtungen (Abb. 27, *Fa*). Im Querschnitt erkennt man, daß unterhalb der Micropyle die Zona radiata und die corticale Schicht mit in die Tiefe verlagert sind (Abb. 28, *Mi*). Die Einsenkung wird meist so stark, daß sie bis in die Nähe des Kernes reicht.

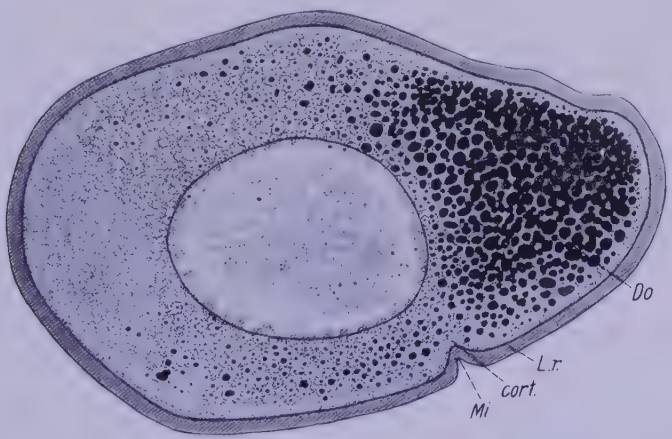

Abb. 28. Älteres Ei mit Micropyle in Seitenansicht. *cort* corticale Schicht, *Do* Dotter, *Mi* Micropyle, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Oc. 1, Immersion $^1/_{12}$. Vergr. 446×. Verkleinert auf $^2/_3$.

Die Bildung muß sehr rasch erfolgen, wie auch SÖDERSTRÖM aus seinen Beobachtungen an Eiern von *Nereine* schließt. Denn unter 350 Tieren fand er nur ein ♀ mit in Bildung begriffenen Micropylen. Übergangsstadien zwischen Eiern ohne und solchen mit Micropylen fand er nur selten.

Ähnlich war es bei *Diopatra amboinensis*. Hier gab es auch nur wenige Tiere, deren Eier überhaupt Micropylen besaßen, und bei den anderen untersuchten *Diopatra*-Arten ließen sich an den ältesten Eiern aus der Leibeshöhle keine derartigen Bildungen nachweisen. ANDREWS (1891) hat sie anscheinend überhaupt nicht gefunden, da er keine derartigen Angaben macht.

Die Bildung der Micropylen muß bei den untersuchten *Diopatra*-Arten erst sehr spät erfolgen, meist wohl, nachdem die Eier das Mutter-

tier bereits verlassen haben, denn nur in wenigen Fällen waren solche Bildungen vorhanden, und selbst Eier, welche bereits in den Nephridien lagen, zeigten keine derartigen Öffnungen.

Für die Bildung der Micropylen sind bei *Diopatra* äußere Faktoren vollkommen auszuschließen. Ein Follikelepithel um das Ei fehlt, wie bereits weiter oben betont wurde. Die Öffnung ist also keinesfalls als Aussparung in der Zona radiata, hervorgerufen durch eine Epithelzelle, aufzufassen, wie es bei *Sagitta* (Buchner 1910) der Fall ist. Hier ist eine Follikelepithelzelle aus ihrem Verbande in die Eizelle vorgerückt. Bei Bildung der Eihülle bleibt lediglich diejenige Stelle frei, welche diese »Netzzelle« einnimmt. Die Öffnung ist die Micropyle.

Während die Micropyle von *Sternapsis* (Vejdowsky 1880) gleichzeitig mit der Abscheidung der Eihülle entsteht, indem eine ernährende Gefäßschlinge in jedes Ei eindringt und an dieser Stelle die Kontinuität der Eihülle verhindert, wird die Micropyle im Ei von *Diopatra amboinensis* erst angelegt, wenn die Zona radiata gleichmäßig ausgebildet ist. Da die Eizelle von *Diopatra* bereits sehr früh in der Leibeshöhle frei flottiert, käme nur noch die Vermutung in Betracht, daß die Micropyle durch die Nährzellen gebildet wird, wenn man den letzten möglichen äußeren Faktor dafür verantwortlich machen will. Aber auch diese Annahme läßt sich einwandfrei ausschließen, denn die Öffnung entsteht erst lange nachdem die Zellstränge resorbiert sind und dazu an einer ganz anderen Stelle.

Es können also bei *Diopatra* nur im Ei selbst wirkende Faktoren für die Bildung der Micropyle verantwortlich gemacht werden. Aus den starken Faltenbildungen um die Öffnung herum schließe ich auf einen starken Zug, der sich an einer Stelle vom Innern des Eies aus in einseitiger Richtung auf die Zona radiata erstreckt. Wie dieser Zug zustande kommt, ist nicht erkennbar. Eine strukturell sichtbare Beteiligung des Kerns, wie sie Söderström (1926) bei einigen Spioniden beobachtete, konnte ich bei *Diopatra amboinensis* nicht erkennen.

Nach Söderström entstehen die Micropylen bei den *Nereininae* und *Dissominae* als Blasen unter der Eihülle und setzen sich in einen feinen Kanal fort, der letztere durchzieht. Bei den *Laonicinae* beschreibt Söderström die Micropyle als Ausnehmung in der »Schale«, deren Boden gegen den Einhalt eine begrenzende Membran besitzt. Dabei vermutet der Autor eine aktive Beteiligung des Kerns an diesen Bildungen, da er Eier mit stark gelappten Kernen fand. Von einigen Lappen ging etwas wie feine Pseudopodien zu den Micropylen hin. Die Lappen des Kerns wechselten deutlich ihre Form, neue entstanden,

während andere rückgebildet wurden. Außer den zu den Micropylenblasen gehenden, konnte er andere Stränge nicht beobachten und vermutet, daß die feinen Stränge Ausläufer des Kerns nach präexistierenden Bahnen sind.

VI. Morphologie des ausgebildeten Eies.

Bekanntlich zeigt die Wachstumsperiode die physiologisch intensivste Tätigkeit der Oocyte. Morphologisch erkennbar äußert sich diese Tätigkeit in der Größenzunahme der Eizelle, in Ausbildung und Umlagerung der Deutoplasmasubstanzen, in Sonderung von Idio- und Trophochromatin des Kernes. Da die Wachstumsperiode als kontinuierliche Folge verschiedener Zustandsphasen aufzufassen ist, läßt sich die Morphologie des Eies auf diesem Stadium kaum einheitlich betrachten. Anders dagegen verhält es sich bei dem ausgebildeten Ei. Hier kann man in gewisser Weise von einem Zustand sprechen, da das Wachstum und die Dotterbildung als abgeschlossen angesehen werden können. Die definitive Gruppierung von Deuto- und Protoplasma ist erfolgt, das Ei hat nur noch die Reifeteilungen durchzumachen, bis in der Regel die Befruchtung eintritt.

Die in die Wachstumsperiode eintretende Oocyte von *Diopatra* weist im homogenen Plasma einen central gelegenen Kern auf. In der Folge verändert sich aber sowohl die Beschaffenheit des Plasmas als auch die Lage des Kernes. Wie bereits oben angegeben, wird der Plasmaleib allmählich von Dottersubstanzen erfüllt. Gleichzeitig verläßt der Kern seine ursprüngliche Stellung — ob aktiv oder passiv durch die Deutoplasmamassen verschoben, ist dabei nicht zu entscheiden — und nimmt eine periphere Lage in der Eizelle ein. Eine extrem exzentrische Lage hat bei vollendetem Eiwachstum der Kern von *Diopatra nova species* erreicht, bleibt dabei aber doch hinter *Sagitta* (Stevens 1905) zurück, wo: »The nucleus now moves towards the periphery of the ovum, until it comes into contact with the egg-membrane at a point opposite to the point of attachment of the ovum to the wall of the ovary.«

Betreffs seiner Gestalt zeigt der Kern in der Wachstumsperiode auch Wandlungen. Während er in den anfangs runden Oocyten rund ist, geht er allmählich, in gleichem Maße wie die wachsende Eizelle, zur elliptischen Form über.

Das Chromatin der ausgebildeten Eier ist schwach färbbar im Kern verteilt, eine Konzentrierung zur Chromosomenbildung ist noch nicht zu beobachten, auch zeigt die Kernmembran noch keine Spur von be-

ginnender Auflösung, als Vorbereitung zur ersten Reifeteilung. Somit gehören die Eier von *Diopatra* zu denjenigen Formen, welche wie *Nereis* »remain in the germinal-vesicle stage (with no visible centrosome or aster)« (Mead 1898), bis sie das Muttertier verlassen.

Das Ooplasma dagegen zeigt strukturell bereits größere Vorbereitungen für die Befruchtung und Weiterentwicklung. Während der Dotter in seiner Bildungsphase fast gleichmäßig in der Oocyte verteilt lag, ist jetzt im ausgebildeten Ei eine ausgesprochene Umgruppierung eingetreten. Die größten Dotterkugeln sind auf denjenigen Eipol verteilt, an welchem vorher die Nährzellen ansaßen, und nehmen zum gegenüberliegenden Pol hin an Größe ab. Nur die Region zwischen Kern und Zona radiata bleibt an letzterem Pol völlig frei von Deutoplasmaeinschlüssen und hat die Struktur des feinkörnigen Bildungsplasmas, ebenso wie die Corticalschicht des Eies. An allen anderen Stellen ist das Protoplasma sehr stark mit Dotterkugeln durchsetzt.

Andrews (1891) hat diese Verhältnisse bei *Diopatra cuprea* richtig beobachtet: »The main mass of the ripe ova is filled with large round yolk-bodies, imbedded in a fine granular or reticulated protoplasmic matrix, while the clear area alone is entirely free from yolk and from pigment also.«

v. Wistinghausen (1891) beschreibt am reifen *Nereis*-Ei ähnliche Verhältnisse: Am oberen, animalen Pol bemerkt man eine nahezu kreisförmige, dellenartig erscheinende Vertiefung, wo sich eine dichtere Ansammlung des Bildungsdotters findet. Hier beginnt sich das Ei nach seinen Beobachtungen zu »zerklüften«.

Obwohl mir befruchtete Eier, speziell solche kurz nach Eindringen des Spermatozoons, nicht vorlagen, glaube ich annehmen zu dürfen, daß von der dotterfreien Zone am Ei von *Diopatra*, entsprechend wie am *Nereis*-Ei, die Furchung ausgehen muß. Ich möchte diesen Teil als »polar-lobe« im Sinne Wilsons (1925) auffassen, der ihn bei gewissen Anneliden und Mollusken beschreibt und ihn mit den Polarringen der Egel und Oligochäten auf gleiche Stufe stellt.

Wilson gibt für die tierischen Eier in der Regel das Vorhandensein einer »cortical layer« an, die nach außen von der Plasmamembran, oft auch von der Dotterhaut, begrenzt wird. Meist ist sie frei von Dotter. Diese Schicht reagiert zuerst auf das Eindringen des Spermatozoons und hat daher eine außerordentliche Bedeutung für die Entwicklungsprozesse. Aus lokalen Verdickungen dieser Schicht entstehen die bereits erwähnten Strukturen, wie die Polarringe oder »polar-lobes«.

Am ausgebildeten Ei von *Diopatra* ist die corticale Schicht auch wohl ausgeprägt, wie aus Abb. 28 (*cort*) hervorgeht. Sie ist eine fein granulierte Zone direkt unter der Zona radiata und bleibt frei von Dotterkugeln, wie es auch Spek (1930) für die Corticalschicht am *Nereis*-Ei angibt. Ebenso wie bei *Nereis* entsteht sie allmählich während der Oogenese. Es scheint mir, nach dem fixierten Zustand zu urteilen, eine Analogie zwischen der Corticalschicht vom *Nereis*- und *Diopatra*-Ei zu bestehen.

Offenbar ist, wie aus den geschilderten Eistrukturen ersichtlich — der Lage des Kerns in der Nähe des dotterfreien Pols, Ansammlung der Deutoplasmasubstanzen am gegenüberliegenden Pol —, eine polare Orientierung im Ei gegeben. Ich möchte das Ei von *Diopatra* daher zu den telolecithalen Typen rechnen, indem ich den dotterfreien Pol für den animalen, den dotterreichen aber für den vegetativen ansehe.

Eine derartige Polarität ist in vielen Fällen durch die Verteilung des Dotters gegeben. »Es sind dies Fälle, in denen die Polarität schon bei der Ausbildung des Eies erworben wird, und zwar durch die Art und Weise, wie der Dotter im Ooplasma deponiert worden ist, sei es, daß dessen Produktion und Verteilung durch einige, dem wachsenden Ei an bestimmter Stelle anliegende (Nähr-)Zellen stark beeinflußt wird, sei es, daß die Nährsubstanz des Eies ganz unabhängig von der Lieferungsquelle durch seine eigene Tätigkeit in so charakteristischer Weise verteilt wird. Das letztere dürfte als das gewöhnliche Verhalten anzusehen sein« (Korschelt und Heider 1902).

Der Zeitpunkt, zu welchem die Polarität des Eies erkennbar manifest wird, ist durchaus nicht einheitlich. Während Mead für *Amphitrite* angibt, daß »Nothing is known of the orientation of the egg until the first maturation spindle is formed«, sagen Korschelt und Heider (1902), daß in manchen Fällen die Polarität der Eizelle bereits durch die Lage im Ovar bestimmt wird. Die Art der Anheftung an die Gonadenwand sei ausschlaggebend für die Orientierung der Pole.

Bei *Diopatra* bildet sich die morphologisch erkennbare Polarität des Eies bereits im Ovar aus. Bei beginnendem Wachstum wölbt sich, wie wir gesehen haben, ein Pol stärker hervor, und im weiteren Wachstumsverlauf rücken die Zellstränge am gegenüberliegenden Pole zusammen. Da, wo die Nährzellen ansaßen, liegt später der dotterreiche, also vegetative Pol, dort, wo die Eizelle sich zuerst herauswölbte, der dotterfreie, »polar-lobe«, also spätere animale Pol.

Über die Ursachen, die zur polaren Orientierung im Ei führen, sind wir völlig im unklaren, ebenso über das Wesen der Polarität selber

(Wilson 1925): »Polarity and bilaterality belongs to the protoplasmic substance as such, irrespective of the formed elements that it may contain.«

VII. Ausleitung der Eier.

In den meisten Fällen müssen die ausgebildeten Polychäteneier auf mehr oder weniger weit vorgeschrittenem Reifestadium — wenn man unter Reife den für die Befruchtung geeigneten Zustand versteht — das Muttertier verlassen, um besamt zu werden und ihre weitere Entwicklung durchzumachen.

Das Freiwerden der ausgebildeten Eier geschieht bei einigen Formen auf Kosten des Muttertieres, welches durch den Druck der die Leibeshöhle erfüllenden Eimassen schließlich gesprengt wird.

Meistens aber überleben die ♀♀ die Eiablage kürzere oder längere Zeit. Die Eier gelangen dann durch besondere Ausführungsgänge ins Freie. Ausleitungseinrichtungen, welche lediglich der Ausführung der Geschlechtsprodukte dienen, sind bei den Tomopteriden in Form von sogenannten sekundären Gonoducten von A. Meyer (1930) beschrieben worden. Diese sind nur auf wenige Segmente, auf das 4. und 5., beschränkt. Häufiger aber kommt es vor, daß bereits vorhandene Ausführungsgänge — die Nephridien — neben ihrer ursprünglichen excretorischen Funktion noch die Ausleitung der Keimprodukte übernommen haben.

Die ausgebildeten Eier von *Diopatra* werden durch die Nephridien ausgeleitet. Ich fand sie einzeln derart darinnen liegen, daß sie die Breite des Nephridiums mit ihrer Längsachse ausfüllten (Abb. 29, *Eiz* in *N*). Niemals dagegen kamen in den Ausleitungsgängen mehrere Eier und jüngere Entwicklungsstadien von Eiern vor. Daraus schließe ich, daß die Eiablage nicht auf einmal, sondern schubweise erfolgt.

Welche Faktoren aber die Ausleitung der Eier verursachen, ist ungeklärt. Sehr wahrscheinlich spielt die Flimmerbewegung des Nephridialepithels dabei eine wichtige Rolle. So schreibt Meyer 1886/1887) den Nephridien eine aktive Bedeutung bei der Ausleitung der Geschlechtsprodukte von den Terebelloiden zu: »Die langen Cilien der Trichterrinne, die als ‚Wimperflamme' in den Kanal hineinschlagen, rufen einen Strudel hervor, der alle in der Nähe befindlichen Gegenstände mit sich fortreißt. Die kurzen Flimmerhärchen an der Unterlippe und bei den hinteren Nephridien auch an der Oberlippe, scheinen dazu zu dienen, die in ihren Wirkungskreis geratenen festen Körperchen längs der Oberfläche des betreffenden Epithels zur Rinne hin zu befördern und sie so dem Strudel der ersteren auszuliefern. Infolge des beständigen

Wimperspieles an der inneren Oberfläche wird der ganze Inhalt der Nephridienkanäle gegen die äußere Mündung hin befördert.«

Diese für die Terebelloiden geltende Erklärung Meyers scheint mir nur bis zu einem gewissen Grade für *Diopatra* anwendbar zu sein. Denn hier lagen stets nur ausgebildete Eier in den Nephridien, nie aber die gleichfalls frei in der Leibeshöhle flottierenden jüngeren Eistadien,

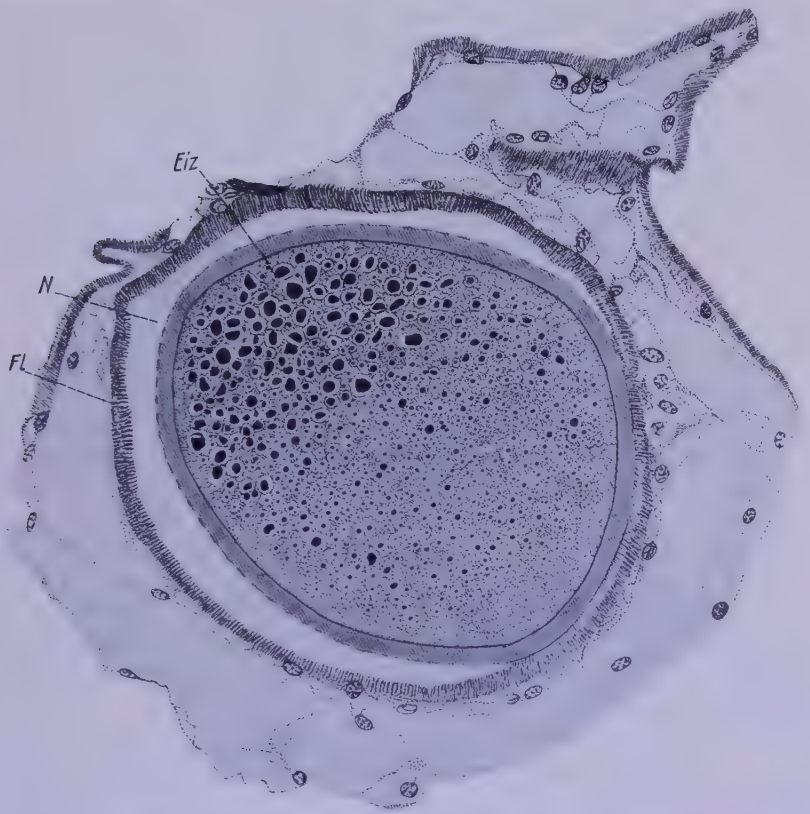

Abb. 29. Ausleitung einer ausgebildeten Eizelle durch das Nephridium. *Eiz* Eizelle, *Fl* Flimmerhärchen, *N* Nephridium. Susa. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Oc. 1, Immersion 1/12. Vergr. 446×. Verkleinert auf 2/3.

welche nach Angabe von Meyer auch darin gefunden werden müßten. Daraus ziehe ich den Schluß, daß zwischen den ausgebildeten Eiern und den Nephridien noch irgendwelche chemotaktische Beziehungen bestehen.

Fauré-Fremiet (1924/1925) nimmt bei *Sabellaria* außer der Flimmerung des Nephridialepithels Muskelkontraktionen als Ursache für die Ausleitung der Eier an: »Les émissions brusques et successives

semblent être le résultat des contractions musculaires (dorsales et ventrales), tendant à réduire le volume de la cavité cœlomique.« Häufig, vielleicht normalerweise, zerreißt dabei das Tegument an Stellen, wo seine Muskulatur am geringsten entwickelt ist.

Eine derartige Mithilfe der Muskulatur bei der Eiablage möchte ich für *Diopatra* deswegen nicht annehmen, weil ich nie Tiere mit zerrissenem Tegument fand. Dagegen möchte ich die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß die Muskeln des Nephridiums eine derartige Rolle spielen, wie es Potts (1913) für die *Syllidae* annimmt.

Das Excretionsepithel der Nephridien kann infolge seiner neuen Funktion, der Ausleitung der Keimzellen, eine Änderung in dem Sinne erleiden, daß seine ursprünglich excretorische Fähigkeit verloren geht. Die Nephridien gewisser Formen von Terebelloiden, z. B. von *Polymnia nesidensis* und *Trichobranchus glacialis* (Meyer 1886/1887) haben eine derartige Rückbildung des Excretionsepithels erfahren und leiten nur noch die Keimprodukte aus. Auch bei den Cirratuliden (Meyer) ist eine Differenzierung der Nephridien in rein excretorische und solche ohne Excretionsepithel erfolgt, je nachdem sie in der geschlechtslosen oder Geschlechtsregion liegen. Meistens aber behält das Nephridium neben seiner neuen Funktion seine ursprüngliche bei, wie es auch bei *Diopatra* der Fall ist.

VIII. Abnorme Furchung.

Wie bereits oben dargelegt, befinden sich die ältesten Eier im Muttertier der untersuchten *Diopatra*-Arten erst im Stadium vor der Richtungskörperbildung. Die eigentlichen Reifungsvorgänge spielen sich wahrscheinlich außerhalb des Tieres ab.

Es ist daher das Vorkommen eines gefurchten Eies in der Leibeshöhle von *Diopatra amboinensis*, wie ich es in einem Falle beobachtete, als abnorm aufzufassen. Neben Eizellen aller Entwicklungsstadien liegt frei in der Leibeshöhle ein Ei von geringerer Größe als die normal ausgebildeten Eier. Die einzelnen Blastomeren (Abb. 30, *Bl*) sind ganz deutlich erkennbar, ihre Kerne (*Fuk*) befinden sich teils im Ruhestadium, teils zeigen sie ausgebildete Chromosomen. Das Centrum des Eies (*Ce*) dagegen ist ungefurcht. Die Zona radiata (*Z r*) ist vollkommen entwickelt, eine Micropyle dagegen nicht zu beobachten. Dotter (*Do*) ist in geringerer Menge als in den normal ausgebildeten Eiern vorhanden. Dagegen sind auffallend dicke Plastosomen (*Pl*) in reichlicher Menge darin sichtbar.

Nach meiner Ansicht handelt es sich in diesem Falle um ein Ei, welches — noch bevor es seine volle Größe und Ausbildung erreicht hatte — einen Entwicklungsimpuls, unbekannt welcher Art, bekam, welcher die Furchung einleitete. Es dürfte nach meinem Dafürhalten eine

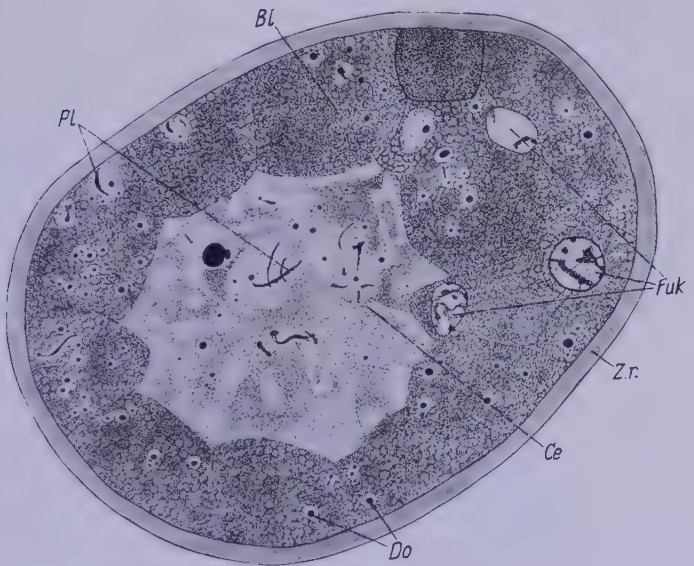

Abb. 30. Abnorm gefurchtes Ei aus der Leibeshöhle von *Diopatra amboinensis*. *Bl* Blastomere, *Ce* Centrum, *Do* Dotter, *Fuk* Furchungskern, *Pl* Plastosomen, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 4, Immersion 1/12. Vergr. 1350×. Verkleinert auf 2/3.

parthenogenetische Entwicklung vorliegen, da Spermatozoen, die auf eine Befruchtung schließen lassen könnten, in der Leibeshöhle nicht zu entdecken waren. Anscheinend führt diese abnorme Furchung zu einer Degeneration der Eizelle, da ich auch solche Stadien fand, wo die Eier aus regellos zerfallenen Blastomeren bestanden, in denen von den Kernen keine Spur mehr zu entdecken war.

IX. Regeneration der Gonaden.

Die Frage, ob eine Neubildung der Keimdrüsen bei *Diopatra* in regenerierten Abdominalsegmenten stattfindet, und — wenn das der Fall wäre — aus welchen Elementen die Gonaden gebildet würden, bewog mich, Regenerationsmaterial von einer der *Diopatra cuprea* nahestehenden Art aus Sumatra zu studieren.

Dieselbe Fragestellung findet man bei JANDA für verschiedene Oligochäten. Dabei stellte er (1918) für *Lumbricus* und *Allolobophora* fest, daß nach Entfernung der Geschlechtssegmente überhaupt keine

Regeneration der Gonaden stattfindet. Bei *Rhynchelmis* konstatierte er (1924) eine Neubildung des gesamten Geschlechtsapparates, und auch die Gonaden von *Criodrilus* regenerierten stets, wobei die Gesamtzahl der Geschlechtsdrüsen größer als im normalen Körper war (Janda 1926).

Die theoretischen Konsequenzen, die Janda aus seinen Befunden zieht, die aber mehr oder weniger den Charakter von Vermutungen haben, sind etwa folgende: Bei *Rhynchelmis* sei es möglich, daß die neuen Geschlechtszellen 1. aus jenen Elementen ihren Ursprung nehmen, welche durch bloße Metaplasie gewisser übriggebliebener Somazellen entstehen, oder daß sich die regenerierten Geschlechtszellen 2. aus indifferenten, latenten wenig differenzierten Reservezellen bilden, welche im alten Körper zerstreut sind und ihren embryonalen Charakter und große Entwicklungspotenz auch im ausgebildeten Körper beibehalten.« Als dritte Möglichkeit nimmt er für *Rhynchelmis* die Beteiligung beider eben genannter Zellarten am Aufbau der neuen Gonaden an.

Während Janda 1912 noch vermutete, daß die Gonaden im Regenerat von *Criodrilus* dadurch entstanden, daß sich somatische Zellen unter gewissen Umständen in Geschlechtszellen umwandeln können, gelangte er später auf Grund experimenteller Befunde zu der Ansicht, »daß der Körper von *Criodrilus*, was gewisse metaplastische Fähigkeiten seiner Peritonealzellen anbelangt, nicht nur nach der Längsachse, sondern auch in der dorsoventralen Richtung differenziert sei«. 1926 endlich näherte er sich immer mehr dem Gedanken einer Keimbahn der Oligochäten, indem er die Bildungszellen der neuen Gonaden als »latente Geschlechtszellen« bezeichnet und sie mit den »Genitalzellen« der Rumpfsegmente der Polychäten vergleicht, da beide Zellarten »wahre entwicklungsfähige Geschlechtszellen« seien. Diese latenten Geschlechtszellen sollen auch außerhalb der Geschlechtsregion in unversehrten Segmenten vorkommen und mit den ursprünglichen Gonaden in keinem Zusammenhang stehen. »Ob die latenten Geschlechtszellen durch bloße Umwandlung ursprünglich ‚somatischer' und differenzierter Zellen entstehen, oder sich schon von Anfang an als selbständige, wenn auch verborgene und undifferenzierte Geschlechtselemente präsentieren, die erst unter geeigneten Bedingungen aktiviert werden«, läßt Janda allerdings noch dahingestellt.

Mit oben skizzierter Fragestellung ging ich an die Untersuchung des Regenerationsmaterals von *Diopatra* heran. Die Regenerationsversuche wurden am Fundort, einer Schlamminsel bei Belawan (Sumatra) ausgeführt. Dabei wurden die Tiere samt den Röhren aus dem

Schlamm herausgenommen und durch Reizung dazu gebracht, sich in ihre auf beiden Seiten offenen Röhren so weit zurückzuziehen, daß ihr Hinterende ein Stück daraus hervorragte. Danach wurden ihnen etwa 10 Abdominalsegmente amputiert. Die Röhren wurden wieder samt den Tieren in den Schlamm verpflanzt, wobei es sich nicht vermeiden ließ, daß einige Individuen ihre Röhren verließen und infolgedessen zugrunde gingen. Die regenerierten Tiere wurden nach 8 bzw. 14 Tagen in Susa fixiert.

Bei der bereits früher betonten, überaus großen Regenerationsfähigkeit dieses Polychäten in tropischen Gegenden war nach 8 Tagen bereits ein weit differenziertes Regenerat entstanden (Abb. 31). Etwa 25 Segmente waren äußerlich deutlich abgrenzbar geworden, bei einigen waren Parapodien bereits ausgebildet. Im übrigen enthielt der Re-

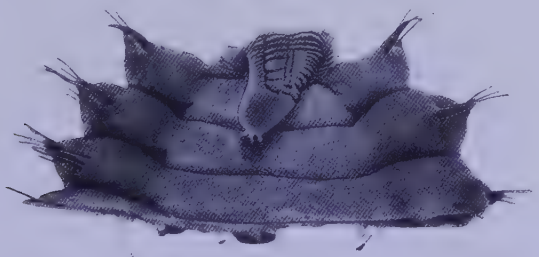

Abb. 31. Regenerationsstadium der Abdominalsegmente von *Diopatra cuprea*, 8 Tage alt 3 Segmente des alten Tieres und etwa 25 ausdifferenzierte des Regenerates.

generationskegel noch eine Reihe nicht ausdifferenzierter Segmente. Dieses Regenerat wurde mit den 3 angrenzenden alten Segmenten in Längsschnitte zerlegt und bot das in Abb. 32 dargestellte Bild. Die Segmente waren durch Dissepimente sämtlich voneinander getrennt, der Darm war weitgehend differenziert, die Muskulatur war in Bildung begriffen. Keimdrüsen waren im Regenerat noch nirgends angelegt. In den angrenzenden alten Segmenten liegen völlig normale, weit ausgebildete Eizellen, die fast durchweg keine Nährzellen mehr besitzen. Besonderheiten zeigen die sekundären Ovarien in den angrenzenden alten Segmenten. Während sie in normalen Tieren, wie wir gesehen haben, fast lückenlos von Keimzellen aller Stadien erfüllt sind, fallen bei regenerierenden Tieren die zahlreichen keimzellfreien Bezirke auf, die wie Lacunen erscheinen (Abb. 33, *L*). Wohl sind auch hier noch Oogonien (*Og*) und Oocyten (*Oc*) aller Altersstadien vorhanden, ein Zeichen dafür, daß die Keimzellbildung normal weitergegangen ist. Aber die Lacunen deuten doch darauf hin, daß eine Verminderung des Keimzellbestandes

stattgefunden hat. Das kann dadurch entstanden sein, daß die Oogonien eine Zeitlang mit der Teilung sistiert haben, wahrscheinlicher

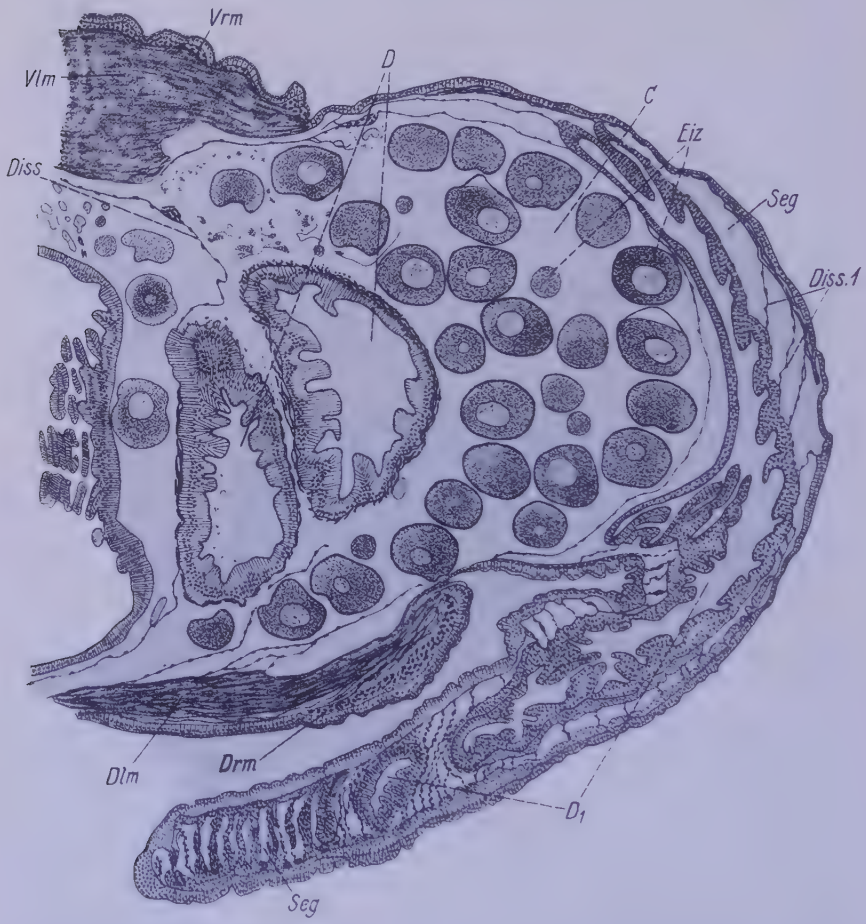

Abb. 32. Längsschnitt durch ein achttägiges Regenerat und angrenzende alte Segmente von *Diopatra cuprea*. *C* Cölom, *D* Darm des alten Tieres, D_1 Darm des Regenerates, *Diss* Dissepiment des alten Tieres, $Diss_1$ Dissepiment des Regenerates, *Dlm* dorsale Längsmuskulatur, *Drm* dorsale Ringmuskulatur, *Eiz* Eizelle, *Seg* Segment, *Vlm* ventrale Längsmuskulatur, *Vrm* ventrale Ringmuskulatur. Susa, Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eosin, LEITZ, Peripl.-Ocular 15, Obj. 1*. Vergr. 400×. Verkleinert auf $^2/_3$.

aber ist es, daß eine Auswanderung von Keimzellen nach dem Regenerat hin erfolgt ist. Diese letztere Annahme wird auch durch Angaben aus der Literatur gestützt.

So berichtet IWANOFF (1907), daß bei regenerierenden Tieren von Spioniden, denen ein Stück des Hinterendes entfernt wurde, die Ur-

geschlechtszellen aus den Genitaldrüsen von zwei bis drei dem Regenerat am nächsten liegenden Rumpfsegmenten nach demselben hinwanderten. Dabei war die Auswanderung zuweilen so stark, daß Hohlräume in der alten Genitaldrüse entstanden, ja, daß nur noch einzelne Urgeschlechtszellen an der Wand hafteten.

Auch Nusbaum (1908) stellte bei der regenerierenden *Nereis diversicolor* fest, daß die Geschlechtsdrüsen des Regenerates ausschließlich von Keimzellen gebildet wurden, die aus alten Gonaden ausgewandert waren.

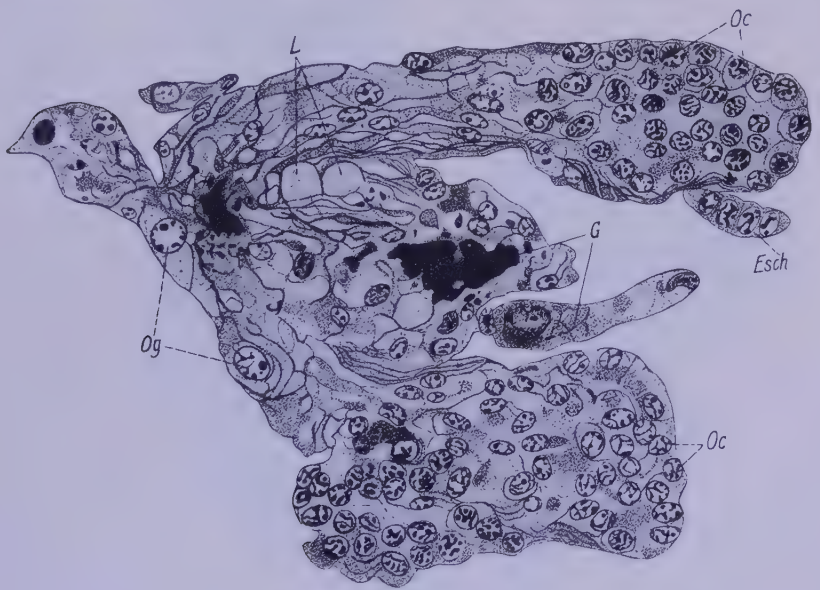

Abb. 33. Sekundäres Ovar aus dem vorletzten alten Segment vor dem Regenerat mit auffallend vielen keimzellfreien Bezirken, die wie Lacunen (*L*) erscheinen. *Esch* Eischnur, *G* Gefäß, *Oc* Oocyten, *Og* Oogonien. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz. Peripl.-Ocular 8, Obj. 7. Vergr. 500×. Verkleinert auf $^2/_3$.

Für die Annahme einer Auswanderung von Keimzellen aus den alten Gonaden nach dem Regenerat sprechen noch weitere Befunde bei *Diopatra*. Auch das primäre Ovar erschien nämlich stark gelichtet, und in einiger Entfernung von ihm fand ich im letzten alten Segment einige Urkeimzellen, die zweifellos auf der Wanderung in Richtung nach dem Regenerat begriffen waren. In den ältesten Segmenten des achttägigen Regenerats endlich sah ich weitere wandernde Keimzellen (Abb. 34, *w Kz*). Sie lagen einzeln, teilweise auch zu mehreren hintereinander, an der ventralen Seite des Regenerates, sehr dicht am Peritonealepithel, das die Längsmuskulatur gegen die sekundäre Leibeshöhle abgrenzt. Ihre Natur als Keimzellen ist nicht zu bezweifeln.

Sie besitzen einen großen, hellen Zellkern, in welchem das Chromatin peripher angeordnet ist. Ihr Plasma ist dunkel tingierbar. Solche wandernden Urkeimzellen fand ich bei dem 8tägigen Regenerat vom 3. bis etwa zum 17. neugebildeten Segment stets auf der Ventralseite auf dem Peritonealepithel. Wie es scheint, ziehen sie hier frei durch die sekundäre Leibeshöhle (Abb. 34), was Nusbaum (1908) bei den wandernden Urkeimzellen der regenerierenden *Nereis diversicolor*

Abb. 34. Wandernde Keimzelle im achttägigen Regenerat. *Cu* Cuticula. *Diss* Dissepiment. *Ep* Epidermis, *G* Gefäß, *Lm* Längsmuskulatur, *w.Kz* wandernde Keimzelle. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Peripl.-Ocular 10, Immersion 1/12. Vergr. 920×. Verkleinert auf 2/3.

auch angibt. Dabei möchte ich aber gleich darauf hinweisen, daß ich im noch zu besprechenden 14tägigen Regenerat auch wandernde Keimzellen fand, die einwandfrei von Peritonealepithel umkleidet waren, also nicht frei durch die sekundäre Leibeshöhle zogen. Welche Art der Wanderung aber als die reguläre für *Diopatra* anzusehen ist, läßt sich aus meinen Befunden nicht einwandfrei beantworten.

Die Form der wandernden Keimzellen ist oval bis spindelförmig, dabei kann man aus ihrer Lage und Form mit Sicherheit schließen, daß ihnen eine aktive Beweglichkeit zukommt.

Leider ist es mir nicht geglückt, Urkeimzellen gerade beim Übertritt aus den alten Segmenten in das Regenerat zu finden. Es erscheint mir aber nicht zu kühn, eine Auswanderung von Keimzellen aus den alten Gonaden ins Regenerat anzunehmen, um dort neue Keimdrüsen zu bilden. Meiner Ansicht nach lassen die Befunde — keimzellfreie Bezirke in den alten Gonaden und wandernde Urkeimzellen in den alten sowie den regenerierenden Segmenten — keine andere Deutung zu.

Während, wie bereits gesagt, im 8tägigen Regenerat nur isolierte, wandernde Keimzellen anzutreffen sind und eine Gonadenanlage nirgends zu finden ist, zeigt das Regenerat von 14 Tagen schon einwandfreie Keimdrüsen. Es handelt sich in diesem Falle um ein ♀ mit kräftig entwickeltem Regenerat (Abb. 35). Etwa 40 Segmente waren äußerlich sehr deutlich ausdifferenziert, weitere waren noch im Regenerationskegel enthalten. Auf Längsschnitten war festzustellen, daß dieses Regenerat gegenüber dem 8tägigen auch innerlich einen großen Fortschritt in seiner Ausdifferenzierung gemacht hatte. Vor allem war es auffallend, daß der regenerierte Darm in seinen ältesten Teilen bereits mit Nahrungspartikeln erfüllt war. Die jüngeren, auch äußerlich noch nicht deutlich abgrenzbaren Segmente standen allerdings auch histologisch noch im Anfang ihrer Ausdifferenzierung.

Abb. 35. Regenerationsstadium von 14 Tagen. 3 Segmente des alten Tieres und etwa 40 ausdifferenzierte im Regenerat.

Auf den ersten Blick fiel es bei der Durchsicht der Längsschnitte auf, daß die 3 alten, ans Regenerat grenzenden Segmente in ihrer Leibeshöhle keinerlei Geschlechtsprodukte enthielten. Auch die sekundären Ovarien waren hier sehr schwer zu finden, da sie hochgradige Degenerationserscheinungen zeigten. Normale Keimzellen waren überhaupt nicht mehr darin, sondern sie waren alle mehr oder weniger in Auflösung begriffen. Das Plasma der Keimzellen war stellenweise zusammengeballt und sehr dunkel gefärbt, stellenweise zeigte es Vacuolen, die hell erschienen. Im Kern war das Chromatin verklumpt, die Kernmembran teilweise noch intakt, in anderen Fällen aber bereits völlig aufgelöst, so daß das Chromatin im Plasma verstreut war. Im Ovar, das noch deutlich von einer Peritonealmembran umkleidet war, gab es

viele zellfreie Bezirke, Lacunen, wie sie ähnlich auch im achttägigen Regenerat geschildert wurden. Einzelne sekundäre Ovarien in den an das Regenerat grenzenden alten Segmenten enthielten jedoch keine Spur von Keimzellen mehr; die Degeneration war so vollständig beendet, daß nur noch lacunäres Gewebe am Ventrobranchialgefäß die vorherige Anwesenheit eines Ovars verriet. An solchen restlos degenerierten Keimlagern in den alten Segmenten zeigten sich aber bereits wieder Anfänge einer Neubildung von Geschlechtsprodukten. Dem Ventro-

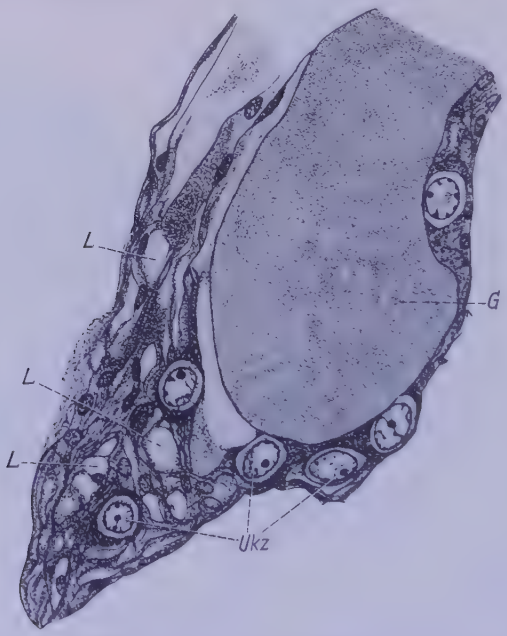

Abb. 36. Neubildung des völlig degenerierten sekundären Ovars in den alten Segmenten. *G* Gefäß, *L* Lacunen, *Ukz* Urkeimzellen. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Periplan-Ocular 6, Immersion 1/12. Vergr. 552×. Verkleinert auf 2/3.

branchialgefäß eng angelagert fand ich nämlich in etwa kranzartiger Anordnung sechs Urkeimzellen, die je einen kleinen Abstand zwischen sich ließen (Abb. 36, *Ukz*).

Während die sekundären Ovarien in den alten, an das Regenerat grenzenden Segmenten solche völligen Degenerationserscheinungen zeigten, waren die primären Keimlager völlig typisch geblieben und unterschieden sich in ihrer Struktur in keiner Weise von denjenigen normaler Tiere. Selbst Teilungsstadien waren hier nicht häufiger zu beobachten als in unverletzten Tieren. Dagegen war eine sehr lebhafte Auswanderung von Oogonien aus dem primären Ovar nach den sekun-

dären Keimlagern festzustellen. Es wurde bereits im normalen Geschehen konstatiert, daß eine ständige Abwanderung von Oogonien aus dem primären nach dem sekundären Keimbezirk stattfindet. Während es sich aber normalerweise um wenige gleichzeitig wandernde Oogonien handelt, ziehen sie in den alten, ans Regenerat grenzenden Segmenten in langen Zügen nach dem sekundären Ovar, sobald die Degeneration dort völlig beendet ist (Abb. 37, *Ukz*).

Wenn man nun das 14tägige Regenerat nach Keimlagern untersucht, so findet man sie sehr schnell in den am weitesten differenzierten Segmenten (vom 1. bis etwa 20. der Abb. 35) in typischer Ausprägung. Es ist dabei auffallend, daß sie alle auf gleicher Differenzierungshöhe stehen, nämlich auf dem Oogonienstadium. Es handelt sich dabei je-

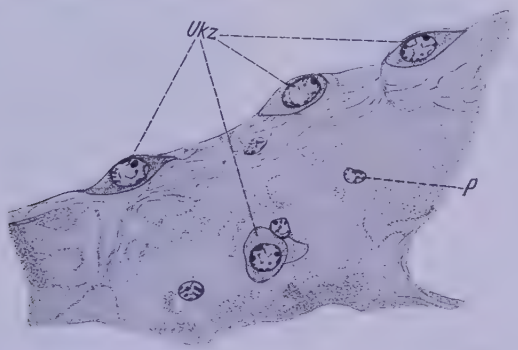

Abb. 37. Wandernde Urkeimzellen in den alten Segmenten auf dem Wege vom primären Ovar zum völlig degenerierten sekundären Keimlager. *P* Peritonealzellkern, *Ukz* Urkeimzellen. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Peripl.-Ocular 6, Immersion 1/12. Vergr. 552×. Verkleinert auf 2/3.

doch nur um die sekundären Ovarien, die in der Nähe der bereits von endothelialen Wandungen umkleideten Ventrobranchialgefäße liegen und wenige (eine bis fünf) Urkeimzellen enthalten (Abb. 38, 39, *Og*). Diese sind eingebettet in ein Mesenchym, das zwischen dem Endothel des Gefäßes und dem peritonealepithelialen Belag des sekundären Keimbehälters liegt. Wie es besonders deutlich in Abb. 38 sichtbar ist, sind die jungen Urkeimzellen von Peritonealepithel mit dessen typischen Kernen umkleidet (*P*). Sucht man nun in den etwas jüngeren, aber bereits weit differenzierten regenerierten Segmenten sekundäre Ovarien, so kann man an den üblichen Stellen zwar Ansammlungen von Zellen in der Nähe der Gefäße finden, die ihrem ganzen Habitus nach wohl junge Oogonien sein können, aber deren Natur nicht ganz exakt als die von Keimzellen nachgewiesen werden kann. Es tritt also auch hier wieder die bereits bei der Keimbahnfrage aufgerollte Schwierigkeit

zutage, daß oft ein einwandfreies Kriterium zum Erkennen von Urkeimzellen fehlt. Wir haben die Möglichkeit, sie von einer gewissen Phase an morphologisch einwandfrei als Oogonien zu bezeichnen, aber über das Vorher läßt sich häufig streiten.

Penners und Stäblein (1930) geben an, daß sich die typische Struktur der Urkeimzellkerne von Tubificiden erst langsam ausprägt und daß es sich nicht immer entscheiden läßt, »ob man es mit den gewöhnlichen dotterfreien kleinen Mesodermzellen zu tun hat, die zum

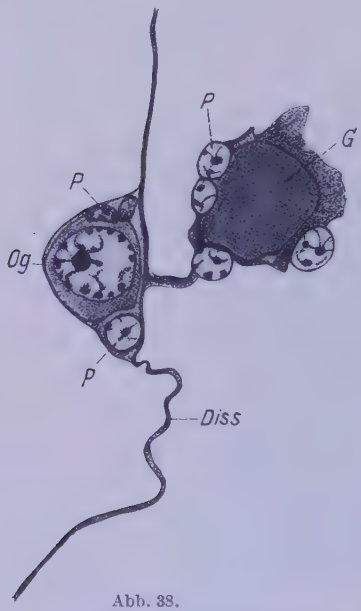

Abb. 38.

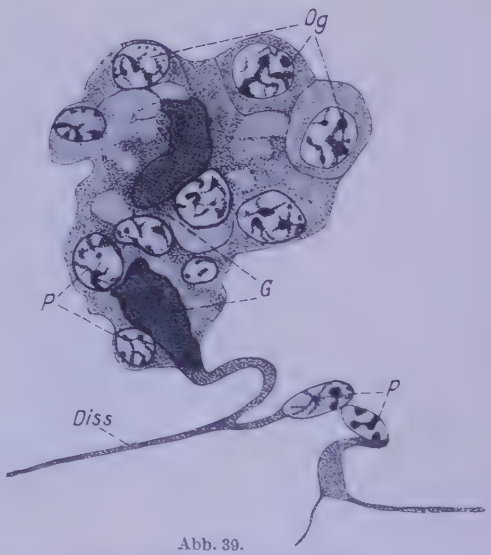

Abb. 39.

Abb. 38. Erste Anlage eines sekundären Ovars im vierzehntägigen Regenerat. *Diss* Dissepiment, *G* Gefäß, *Og* Oogonie, *P* Peritonealzellkern. Susa, Hämatoxylin nach Delafield, Eosin. Leitz, Peripl.-Ocular 10, Immersion 1/12. Vergr. 920×.

Abb. 39. Junges, sekundäres Ovar im vierzehntägigen Regenerat. *Diss* Dissepiment, *G* Gefäß, *Og* Oogonie, *P* Peritonealzellkern. Susa, Hämatoxylin nach Delafield, Eosin. Leitz, Peripl.-Ocular 10, Immersion 1/12. Vergr. 920×.

Beginn der Mesodermstreifbildung, also zu allererst von den Urmesodermzellen gesproßt werden, oder mit den Urkeimzellen«.

Als einziger, mir bekannter Autor behauptet Malaquin (1924), daß bei dem Polychäten *Salmacina dysteri* im embryonalen präanalen Segment es wohl oft schwierig sei, zu erkennen, welche Zelle zur Nerven-, Muskel- oder Mesenchymzelle werde, daß aber die Gonocyten hier immer deutlich identifizierbar seien: »par leur emplacement défini, la structure et les dimensions de leur noyau, leur filiation continue avec les gonocytes extracœlomiques.«

Um bei meinem Objekt auch jede Möglichkeit eines Irrtums auszuschalten, habe ich nur solche Zellen als Oogonien bezeichnet, die alle diese anerkannten Merkmale in ganz typischer Ausprägung enthielten. Ich kann aus diesem Grunde nichts über das primäre Ovar im Regenerat aussagen. Wohl lagen oberhalb des regenerierten Bauchmarks am Ventralgefäß einige Zellen, die einen großen, hellen Kern mit peripher angeordnetem Chromatin enthielten und mit Wahrscheinlichkeit als Oogonien anzusprechen sind. Mit Sicherheit aber konnte ich nicht entscheiden, ob hier die Anlage des primären Ovars im Regenerat vorlag.

Wenn man nun aus den eben geschilderten Befunden an Tieren mit 8- sowie 14tägigem Regenerat sich ein zusammenhängendes Bild von den Vorgängen bei der Gonadenregeneration von *Diopatra* macht, so sieht es wohl folgendermaßen aus: Die im normalen Tier begonnene Produktion von Eiern wird nicht sofort in den Segmenten vor der Wunde unterbrochen, sobald ein solcher Eingriff wie die Amputation einiger Segmente vorgenommen wird. Vielmehr geht die normale Ausbildung der in der Leibeshöhle frei umherschwebenden Eier eine Zeitlang noch ruhig weiter.

Eine entsprechende Angabe macht Stolte (1929) selbst über den hochgradig spezialisierten Polychäten *Polyophthalmus pictus*, wo bei vorsichtiger Amputation eines Stückes am Hinterende die Reifung der Keimprodukte regulär beendet wird, worauf dann erst der physiologische Tod des Tieres eintritt.

8 Tage nach dem Eingriff war bei *Diopatra* eine Rückbildung der Geschlechtsprodukte nicht einmal in ihren ersten Anfängen zu beobachten. Die Vermehrungsteilungen im sekundären Ovar gehen bei vielen Oogonien noch ebenfalls eine Zeitlang normal weiter, die Oocyten ordnen sich zu typischen Schnüren an und Eizellen differenzieren sich heraus. Man bemerkt also bis 8 Tage nach dem Eingriff keinerlei schädigende Einflüsse auf die an das Regenerat grenzenden alten Segmente.

Wenn aber die Regeneration fortschreitet und zur weiteren Ausdifferenzierung viel Aufbausubstanz erforderlich wird, greift der Körper auf die an das Regenerat grenzenden Segmente zurück, indem er dort die vorhandenen Keimprodukte einschmilzt. Das beweist das völlige Fehlen von freien Geschlechtsprodukten in der Leibeshöhle und die vollkommene Verödung der sekundären Ovarien. Wenn das Tier aber den kritischen Punkt überwunden hat, geht es wieder an die Ausbildung der Gonaden heran; und zwar stehen dabei die Keimdrüsen in den ältesten regenerierten Segmenten und die sekundären Gonaden,

die nach der völligen Degeneration in den alten Segmenten wieder neu angelegt werden, auf gleicher Differenzierungshöhe, d. h. bei einem Tier mit einem 14tägigen Regenerat bestand es überall nur aus wenigen Oogonien. Ein ständig unverändertes Aussehen zeigt das primäre Ovar. Es gibt keine Unterschiede zwischen demjenigen im völlig normalen Tier und einem solchen von regenerierenden Formen. Es ist daher als Reservefond von Keimzellen anzusehen, aus dem heraus immer wieder die Erneuerung der Gonaden im normalen Geschehen, wie bei der Regeneration der Keimdrüsen, erfolgt. Das primäre Ovar im Regenerat wird, soweit meine Beobachtungen reichen, erst nach der Anlage der sekundären Ovarien gebildet, zeigt also den umgekehrten Prozeß des normalen Geschehens, wo das primäre Keimlager zuerst angelegt wird.

In Beantwortung der eingangs dieses Kapitels gestellten Frage läßt sich also für *Diopatra* folgendes sagen: nach Amputation der letzten (etwa 10) Abdominalsegmente findet eine Regeneration derselben samt ihren Gonaden statt. Mit größter Wahrscheinlichkeit wurde dabei eine Kontinuität der Keimzellen festgestellt, derart, daß Geschlechtszellen aus den dem Regenerat benachbarten alten Segmenten die Bildung der neuen Gonaden übernehmen.

G. Zusammenfassung.

1. Die Geschlechtsdrüsen der untersuchten *Diopatra*-Arten lassen sich in primäre und sekundäre Ovarien einteilen. Ihre Differenzierungshöhe entspricht dem dritten von Harms (1926) geschilderten Typ der Keimzellager.

2. Für die Annahme einer Keimbahn bei *Diopatra* scheinen Hinweise vorhanden, indem nur ein streng determinierter Bezirk am Ventralgefäß in der Lage ist, immer wieder neue Keimzellen abzugeben. Die Wanderung der Urkeimzellen aus dem primären in das sekundäre Ovar erfolgt einzeln, auf ziemlich festgelegten Wegen.

3. Die Entwicklung der Keimzellen führt im primären Ovar nur bis zum Oogonienstadium, auf welchem ihre Abwanderung stattfindet. Im sekundären Ovar läßt sich eine Vermehrungs- und eine Wachstumszone unterscheiden.

4. Die Bildung der Zellstränge erfolgt innerhalb des sekundären Ovars. Die Lage des Eies in der Schnur ist central. Die Determination der Eizelle läßt sich mit Ernährungsfaktoren allein nicht erklären.

5. Die dem Ei anhaftenden Zellstränge haben bei den untersuchten *Diopatra*-Arten eine ausgesprochene Nährfunktion. Sie werden zu allen

Entwicklungsstadien des Eies von demselben total aufgenommen und fallen einer völligen Resorption anheim. Die Aufnahme der Nährzellen in das Ei erfolgt nacheinander.

6. Der Eiweißdotter entsteht konzentrisch um den Kern und breitet sich von hier im Eiplasma aus. Der Fettdotter wird an der Eiperipherie und in der Nähe des oberen Pols gebildet. In den Rieseneiern von *Diopatra nova species* treten im Plasma verteilte Dotterkerne auf.

7. Plastosomen finden sich bei beginnendem Wachstum regellos verstreut im Plasma der Oocyten in Form von langen, mehr oder weniger dicken Fäden, um bei beendeter Dotterbildung verschwunden zu sein. Über ihren Ursprung können bei *Diopatra amboinensis* keine sicheren Angaben gemacht werden.

8. Von den zunächst in Zweizahl vorhandenen Nucleolen lösen sich Teile ab, die sich der Kernmembran eng anlagern. Ein Übertritt derselben ins Plasma ist wahrscheinlich, aber nicht erwiesen.

9. Die Eihülle ist eine echte, vom Ei ausgebildete, Zona radiata.

10. Die Micropylen werden in der Regel in Einzahl, auf der Grenze zwischen grobscholligem und feinkörnigem Dotter vom Ei selber gebildet.

11. Das ausgebildete Ei ist zum Typ der telolecithalen Eier zu rechnen, da der Dotter an einem Pol in besonders großer Menge lokalisiert ist, während der gegenüberliegende Pol an einer Stelle, dem »polarlobe«, völlig dotterfrei ist.

12. Die Ausleitung der Eier erfolgt durch die Nephridien.

13. Normalerweise läuft die Furchung der Eier von *Diopatra* außerhalb des Muttertieres ab. Furchungen innerhalb der Leibeshöhle, wie sie in einem Fall beobachtet wurden, müssen als abnorm und wohl zur Degeneration führend aufgefaßt werden.

14. Nach Amputation von etwa 10 Abdominalsegmenten erfolgt eine sehr rasche Regeneration. Trotz des Eingriffs findet zunächst keine Störung im Ablauf der Keimzellbildung in den an die Wunde grenzenden Segmenten statt. Später werden hier alle freien Keimprodukte resorbiert, die sekundären Ovarien veröden völlig. Das primäre Ovar bleibt allein intakt und stellt den Reservefond von Keimzellen dar, aus dem eine Neubildung der degenerierten Gonaden in den alten Segmenten sowie der Keimdrüsen im Regenerat stattfindet.

Literaturverzeichnis.

Andrews, E. A., 1891: Reproductive Organs of Diopatra. Journ. Morph. Vol. 5.

Beard, J., 1898: The sexual conditions of Myzostoma glabrum. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. 13.

Becher, H., 1928: Beitrag zur feineren Struktur der Zona radiata des Knochenfischeies und über ein durch die Struktur der Eihülle bedingtes optisches Phänomen. Z. mikr. anat. Forsch. Bd. 13.

Belar, K., 1928: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. d. Vererbungswissensch. Lieferung 5.

Bergmann, W., 1903: Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 73.

Bhandari, K. G. and Nath, V., 1929: Studies in the origin of yolk. V. Oogenesis of the red botton Bug, Dysdercus cingulatus. Zeitschr. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 10.

Braem, F., 1893: Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.

Buchner, P., 1910: Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. 1.

Chun, C., 1888: Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen. Bibl. zool. Heft 1.

Dehorne, A., 1923: Le groupement ovocytaire et la structure de son cytophore chez Chaetogaster diaphanus. C. R. Soc. Biol. Paris. Bd. 88.

Dons, C., 1909: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Eies von Tomopteris helgolandica, Greef. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.

Eggert, B., 1929: Entwicklung und Bau der Eier von Salarias flavo-umbrinus Rupp. Zool. Anz. Bd. 83.

Eisig, H., 1887: Capitelliden. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Bd. 6.

Eulenstein, F., 1914: Über Onuphiden der Nordsee. Wiss. Meeresuntersuchungen. N. F. Bd. 16. Abt. Kiel.

Fauré-Fremiet, E., 1924 1925: L'oeuf de Sabellaria alveolata L. Arch. d'anat. micr. Paris. Vol. 20, 21.

Giesbrecht, W., 1882: Beiträge zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. 3.

Goldschmidt, R., 1905: Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. 21.

Harms, J. W., 1921: Morphologische und kausal-analytische Untersuchungen über das Internephridialorgan von Physcosoma lanzarotae nov. spec. Arch. f. Entwicklungsgesch. d. Organismen. Bd. 47.

— — 1921: Untersuchungen über das Bidder'sche Organ der männlichen und weiblichen Kröten. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 62.

— 1926: Körper und Keimzellen. Berlin, Springer.

— 1929: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.

Heberer, G., 1930: Die Structur der Oocyten von Eucalanus elongatus Dana mit Bemerkungen über den Bau des weiblichen Genitalapparates. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 136.

Hibbard, H., 1928: Cytoplasmic constituents in the developping egg of Discoglossus pictus Otth. Journ. Morph. Vol. 45.

Hirschler, J., 1917: Über die Plasmakomponenten der weiblichen Geschlechtszellen bei Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 89.

Iwanoff, P., 1907: Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85.

— 1928: Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 10.

Janda, P., 1912: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei Criodrilus lacuum Hoffm. I. Arch. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 33.

— 1912: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei Criodrilus lacuum Hoffm. II. Arch. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 34.

— 1917/1918: Neue Untersuchungen über die Regeneration der Geschlechtsorgane bei den Oligochäten. Anat. Anz. Bd. 50.

— 1924: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei Rhynchelmis limosella Hoffm. Zool. Anz. Bd. 59.

— 1926: Die Veränderung des Geschlechtscharakters und die Neubildung des Geschlechtsapparates von Criodrilus lacuum Hoffm. unter künstlichen Bedingungen. Biolog. Zentralbl. Bd. 46.

— 1926: Dasselbe. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 107.

Jörgensen, M., 1913: Zellenstudien. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10.

Kleinenberg, N., 1886: Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.

Koch, A., 1928: Studien über den Dotterkern der Spinnen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 8.

Korschelt, E., 1893: Über Ophryotrocha puerilis usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.

— und Heider, K., 1902: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Bd. 1. Jena.

Lubosch, W., 1902: Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Hefte, 2. Abt. Bd. 11.

— 1914: Über Eireifung der Metazoen. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 21.

Malaquin, A., 1924: Les glandes génitales et les cellules sexuelles primordiales chez l'Annélide Salmacina Dysteri (Huxley). La genèse des ébauches génitales par des gonocytes extracoelomiques. C. R. Ac. Sc. Paris. Bd. 179.

— 1924: Les glandes génitales et les cellules sexuelles primordiales chez l'Annélide Salmacina Dysteri (Huxley). La filiation des cellules sexuelles (gonocytes); leur origine dans le bourgon caudal. C. R. Ac. Sc. Paris. Bd. 179.

— 1925: La ségrégation, au cours de l'ontogenèse, de deux cellules sexuelles primordiales, souches de la lignée germinale, chez Salmacina Dysteri (Huxley). Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l.Academie des Sciences. Bd. 180.

Maser, O., 1912: Zur Eibildung der Enteropneusten. Zool. Jahrb. Suppl. 15. Bd. 2.

Mead, A. D., 1897: The early development of marine annelids. Journ. Morph. Bd. 13.

— 1898: The origin and behaviour of the centrosomes in the annelid egg. Journ. of Morph. Bd. 14.

Meves, Fr., 1904: Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 22.

— 1914: Was sind Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat. Bd. 85.

Meyer, A., 1929: Die Entwicklung der Nephridien und Gonoblasten bei Tubifex rivulorum Lam. nebst Bemerkungen zum natürlichen System der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.

— 1930: Vergleichende Untersuchung der Segmentalorgane von Tomopteriden des Mittelmeeres. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 136.

— Ed., 1886/1887: Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. 7.

— 1888: Dasselbe. Bd. 8.

— 1900/1901: Dasselbe. Bd. 14.

Nusbaum, J., 1908: Weitere Regenerationsstudien an Polychäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89.

Paulcke, W., 1900: Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovar der Bienenkönigin. Zool. Jahr., Abt. Anat. Bd. 14.

Penners, A., 1929: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an marinen Oligochäten. 1. Furchung, Keimstreif, Vorderdarm und Urkeimzellen von Peloscolex benedeni Udekem. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 134.

— und Stäblein, A., 1930: Über die Urkeimzellen bei Tubificiden (Tubifex rivulorum Lam. und Limnodrilus udekemianus Claparède). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 137.

Pflugfelder, O., 1929: Histogenetische und organogenetische Prozesse bei der Regeneration polychäter Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.

Potts, F. A., 1913: Methods of reproduction in the Syllids. Ergebn. u. Fortschr. f. Zool. Bd. 3.

Schaxel, J., 1913: Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 34, 35.

Schimkewitsch, W., 1895: Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Dinophilus vom weißen Meer. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.

Schneider, J., 1914: Zur Entwicklung der Pionosyllis pulligera Langerhans. Zool. Anz. Bd. 44.

Schwartz, M., 1905: Beiträge zu einer Naturgeschichte der Tomopteriden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 40.

Söderström, A., 1926: Ist die landläufige Auffassung über den Bau der Zelle richtig? Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 43.

Spek, J., 1930: Zustandsänderungen der Plasmacolloide bei Befruchtung und Entwicklung des Nereiseies. Protoplasma. Bd. 9.

Spengel, J. W., 1879: Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 1.

Stevens, N., 1905: Further studies on the oogenesis of Sagitta. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 21.

Stolte, Hans-Adam, 1929: Regeneration und Wachstum von Polyophthalmus pictus Duj. in Beziehung zum Problem der Zellkonstanz. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 117.

Vejdowsky, F., 1878: Über die Eibildung und die Männchen von Bonellia viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30.

— 1878: Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31.

— 1880: Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternapsis. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse. Bd. 42, 43.

Weyer, F., 1928: Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopteren-arbeiterinnen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 131.

Wheeler, W. M., 1897: The sexual phases of Myzostoma. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. 12.

Wilson, E. B., 1925: The cell in development and heredity. 3. Aufl. New-York.

v. Wistinghausen, C., 1891: Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis dumerilii. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. 10.

Lebenslauf.

Ich, Asta Alice Lieber, wurde am 3. Mai 1902 als Tochter des damaligen Amtsrichters Eugen Lieber in Wischwill (Ostpreußen), jetzt Memelland, geboren. Ich besuchte in Tilsit das Margarethe-Poehlmann-Lyzeum und das Oberlyzeum, und bestand Ostern 1926 die Reifeprüfung als Extraner am Realgymnasium zu Tilsit. Ich studierte Biologie in Königsberg (Ostpreußen), Tübingen und Berlin.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.